FLUORESZENZMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNG DER MONOAMINE IM HYPOTHALAMUS VON EIDECHSEN DER GATTUNG LACERTA: VERTEILUNG UND BEDEUTUNG FÜR DIE FORTPFLANZUNGSAKTIVITÄT

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Christel Marschall
aus Bad St. Leonhard, Österreich

Göttingen 1976

FLUORESZENZMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNG DER MONOAMINE IM HYPOTHALAMUS VON EIDECHSEN DER GATTUNG LACERTA: VERTEILUNG UND BEDEUTUNG FÜR DIE FORTPFLANZUNGSAKTIVITÄT

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Christel Marschall
aus Bad St. Leonhard, Österreich

Göttingen 1976

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7
Referent: Prof. Dr. K. Fischer
Korreferent: Prof. Dr. G. Birukow

Tag der mündlichen Prüfung: 12.2.1976

Verzeichnis der Abkürzungen

5-HT	5-Hydroxytryptamin
5-HTP	5-Hydroxytryptophan
FSH	Follikel stimulierendes Hormon
LH	Luteinisierendes Hormon
RH	Releasing Hormon
N.	Nucleus
nop	N. organi paraventricularis
np	N. paraventricularis
nvh	N. ventromedialis hypothalami
OC	Chiasma opticum
to	Tractus opticum
em	Eminentia mediana
V	Dritter Ventrikel
BK	Blutkapillar

INHALT SEITE

1. EINLEITUNG 1

2. MATERIAL UND METHODEN 4
2.1 Versuchstiere 4
2.2 Lichtmikroskopie 4
2.3 Fluoreszenzmikroskopie 6
2.3.1 Prinzip 6
2.3.2 Ausführung 7
2.3.3 Trennung von Autofluoreszenz und spezifischer Fluoreszenz; Drogen. 9
2.3.4 Optik; Mikrophotographie 10
2.3.5 Photometrie 12

3. ERGEBNISSE 13
3.1 Allgemeine Anatomie 13
3.1.1 Vorwort 13
3.1.2 Praeoptische und vordere hypothalamische Region 13
3.1.3 Mittlere und hintere hypothalamische Region 15
3.2 Morphologische Verteilung mono - aminerger Zellen und Fasern im Hypothalamus 16
3.2.1 Vorwort 16
3.2.2 Verteilung der monoaminergen Zell - körper und Fasern 17
3.3 Jahreszeitliche Unterschiede im Monoamingehalt 19
3.3.1 April; Kulminationsphase 19
3.3.2 Spätsommer; Regressionsphase 21
3.3.3 Vorverlegung der Regressions - phase in den April 21
3.3.4 Auswirkung der Kastration 22
3.3.5 Photometrische Auswertung der Fluoreszenzintensität 22

4. DISKUSSION 24
4.1 Das catecholaminerge System im Hypothalamus 24
4.1.1 Allgemeine Anatomie 24
4.1.2 Jahreszeitliche Unterschiede im Monoamingehalt 27
4.1.3 Der Einfluß der Kastration auf den hypothalamischen Monoamingehalt 30
4.2 Serotoninhaltige Nervenzellkörper und -fasern 32
5. SCHLUßFOLGERUNG UND AUSBLICK 38
6. ZUSAMMENFASSUNG 39
7. LITERATUR 40
8. ANHANG 52
8.1 Tabelle I 53
8.2 Abbildungen 57

1. Einleitung

Die jahreszeitlich bedingte zyklische Fortpflanzungsaktivität der Amphibien (LOFTS, 1974) und Reptilien (FITCH, 1970) ist Gegenstand zahlreicher Arbeiten gewesen. Die Struktur des Fortpflanzungszyklus und die Einwirkung von Umweltfaktoren wie Temperatur und Photoperiode auf die Spermatogenese bei Männchen und die Oogenese bei Weibchen sind für Reptilien bei mehreren Eidechsen aus den gemäßigten Zonen beschrieben worden (u.a. bei Männchen: BARTHOLOMEW, 1953, 1969; FOX and DESSAUER, 1958; FISCHER, 1967, 1968a,b, 1969, 1971, 1974; LICHT, 1967a,b, 1971, 1972; LICHT, et al., 1969; - bei Weibchen: TINKLE and IRWIN, 1965). Ebenso häufig sind die Auswirkungen exogener gonadotroper Hormone und steroider Hormone auf die Gonaden der Eidechse untersucht worden (z.B. bei Männchen: DELLA CORTE und COSENZA, 1965; DELLA CORTE, et al., 1966; LICHT and PEARSON, 1969; REDDY and PRASAD, 1970a,b; LICHT and STOCKEL-HARTREE, 1971; KASINATHAN and BASU, 1970a,b; - bei Weibchen: JONES, 1969; LICHT, 1970; EYESON, 1971; GERSTLE and CALLAPD, 1972; BURNS and RICHARDS, 1974). Der Einfluß der obengenannten Faktoren auf die Steuerung der natürlichen Abfolge der Fortpflanzungsvorgänge mußte zumindest zum Teil bisher ungeklärt bleiben, da die Bestimmung gonadotroper Hormone in niederen Wirbeltieren erst in Ansätzen gelungen ist (PAPKOFF and LICHT, 1972). Die durch hypothalamische Implantation von Testosteron (LISK, 1967) verursachte Gonadenregression deutet auf die Existenz des klassischen neuroendokrinen Rückkoppelungsmechanismus bei Eidechsen hin. Außerdem ist eine endogene Reaktionsbereitschaft im hypothalamischen hypophysialen Gonadensystem nachgewiesen worden (FISCHER, 1975, unveröffentlicht).

Die Bedeutung der Umweltfaktoren, besonders der Tageslänge, für die jährlichen Fortpflanzungszyklen ist bei den höheren Wirbeltieren weitaus besser erforscht als

bei Eidechsen. Ausgehend von der ausführlichen Literatur über die photoperiodische Reaktion der Vögel (FARNER and LEWIS, 1972) haben einige Autoren eine hypothalamische neurogene Komponente in der Steuerung des Hodenwachstums nachgewiesen (WILSON, 1967; STETSON, 1969; WADA, 1974a,b). Nach der Durchtrennung verschiedener hypothalamischer Bahnen bleibt eine Reaktion des Gonadensystems auf lange Photoperioden aus (STETSON, 1971).

Der Bedeutung der hypothalamischen Monoamine in der Sekretion hypophysialer Hormone und damit im Fortpflanzungszyklus ist ein zunehmend größerer Wert beigemessen worden (LICHTENSTEIGER, 1971; FUXE, et al.,1970 WILSON, 1974). Die anatomische Grundlage für funktionelle Untersuchungen wurde mit der Veröffentlichung der FALCK-HILLARP Methode geschaffen (FALCK, et al., 1962; FALCK und OWMAN, 1965), die eine Lokalisierung monoaminhaltiger Nervenzellen und -fasern und so eine topographische Analyse der monoaminergen Bahnen im Gehirn gestattet. Obwohl die Monoamine sich entgegen früherer Annahmen nur in wenigen Fällen als die Hypophysenvorderlappen-Releasing-Hormone (RH) erwiesen haben, ist ihnen eine wesentliche Rolle als Mittler in der Steuerung der hypophysen Aktivität zugeschrieben worden (vgl. die Obersicht bei WILSON, 1974). Daher sind die hypothalamischen Monoamine als wichtiger Faktor für die Steuerung des Fortpflanzungszyklus auch der niederen Wirbeltiere anzusehen.

Die zusätzliche Bedeutung der hypothalamischen Monoamine im Temperaturhaushalt (FELDBERG und MEYER, 1963) und im Schlaf (KOELLA, 1969) trägt zur Komplexität des Steuerungssystems bei, da die ektothermen Eidechsen in der Natur, wie etwa während der Winterruhe, Temperaturextremen ausgesetzt sind. Der Einfluß der Temperatur auf Gehirnmonoamine ist bei Amphibien (HARRI, 1972a,b) und bei Reptilien

(WILHOFT und QUAY, 1965; QUAY, et al.,1970) untersucht worden.

Bei den niederen Wirbeltieren ist die Zahl anatomischer Untersuchungen, die aber funktionellen Analysen vorausgehen müssen, begrenzt (bei Amphibien: BRAAK, 1970, Rana esculenta; TERLOU and PLOEMACHER, 1973, Xenopus laevis; WEISS und KABISCH, 1973, Triturus vulgaris; CHACHO, et al., 1974, Bufo poweri; - bei Reptilien: BAUMGARTEN and BRAAK, 1968, Lacerta viridis und Lacerta muralis; BRAAK, et al., 1968, Lacerta viridis und Lacerta muralis; PARENT and POIRIER, 1971, Chrysemys picta; PARENT, 1973; PARENT and POITRAS, 1974).

Die Untersuchung der funktionellen Bedeutung von hypothalamischen Monoaminen für den Fortpflanzungszyklus der männlichen Eidechse verlangt also zunächst eine topographische Analyse der monoaminhaltigen Nervenzellen und -fasern. Anschließend soll die Möglichkeit einer Korrelation zwischen dem jahreszeitlichen hypothalamischen Monoamingehalt und der jahresperiodischen Fortpflanzungsaktivität untersucht werden.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstiere

Die Eidechsen, Lacerta sicula campestris BETTA und Lacerta muralis Brüggemani BEDRIAGA wurden in den Jahren 1972 - 1975 jeweils im Zeitraum von Mai bis Oktober aus der Umgebung von Bologna (Italien: 44° 29'n.B.) durch Tierhändler beschafft. Nach der Ankunft wurden die männlichen Tiere verschiedenen, von den jeweiligen Versuchen abhängigen Umweltbedingungen ausgesetzt. Ihre unterschiedlich großen Plastikterrarien wurden mit einer Schicht Kieselsteine ausgelegt. Bei Langzeitexperimenten wurde eine Korkröhre in den Käfig gelegt, die es den Tieren erlaubte, sich dem Licht zu entziehen. Tenebrio molitor Larven und Wasser waren ad libidum vorhanden, gelegentlich ergänzt durch Grillen und Vitamine (Multibionta, Merck,flüssig). Zum Oberwintern wurden die Eidechsen in große mit frischem Sphagnum Moos gefüllte Plastikkörbe gesetzt. Das Moos mußte alle 2-3 Tage befeuchtet werden.

Drei klimatisierte Räume sowie mehrere Wärmekammern, die beide einen Tag-Nachtwechsel boten, standen zur Verfügung. Die am Terrariumboden etwa 750 Lux betragende Helligkeit wurde von den direkt über den jeweiligen Käfigen angebrachten Lampen (Osram L 16W/25 weiß bzw. Osram L 15W/25 weiß) erzeugt. Da sich Temperatur und Photoperiode mit jedem Versuch änderten, werden diesbezügliche Angaben erst in der Beschreibung der einzelnen Versuche gegeben. Tabelle I stellt die Merkmale (wie z.B. Körpergewicht, Haltungsbedingungen) der jeweiligen Versuchstiere zusammen.

2.2. Lichtmikroskopie

Nach der Dekapitierung wurden das Gehirn, die Hoden und die Nebenhoden entfernt. Die Gehirne wurden sofort in Susa nach Heidenhain oder in mit Lithiumkarbonat neutralisiertem,

10%iges Formalin fixiert. Die anderen Organe wurden in Milligramm gewogen und in Susa fixiert. Die Entwässerung und Einbettung erfolgte nach Standardmethoden mit Methylbenzoat (ADAMS and CZHIAK, 1964). Die Gewebe wurden in filtriertes Paraplast (Shandon, Schmelzpunkt 57°C.)eingebettet.

Zehn µm Schnitte der drei genannten Gewebe wurden mit einem Mikrotom (Jung) hergestellt, auf mit Alkohol gesäuberte Objektträger gebracht, mit Wasser auf einem Wärmetisch gestreckt und bei 30°C, in einem Ofen getrocknet. Die allgemeine Morphologie der Fortpflanzungsorgane wurde unter Verwendung von Eisenhematoxylin mit Benzolichtbordeaux oder mit Mallory (ROMEIS, 1948) gezeigt.

Zur Darstellung der hypothalamischen Cytoarchitektonik wurde die kombinierte Zell- und Myelinfärbung von Klüver-Barrera (BURCK, 1969) angewandt, obwohl nach Susa-Fixierung sich nur das Myelin färbte (Luxol Fast Blue). Die Zellen blieben ungefärbt. Die neurosekretorischen Zellen und Fasern wurden mit der kombinierten paraldehydfuchsin-kernecht rot-Licht grün -orange G-Färbungsmethode untersucht (ADAMS und CZIHAK, 1964).

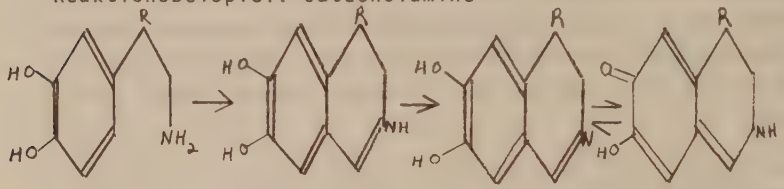
Die Klüver-Barrera-Färbung kann wirksam bei gefriergetrocknetem Material verwendet werden, das für die Fluoreszenzmikroskopie vorbereitet worden ist. Jedoch bei der Notwendigkeit, nur einen dünnen Eiweißglyzerinfilm auf die für Fluoreszenzuntersuchungen bestimmten Objektträger aufzutragen, lösen sich die Schnitte bei der darauffolgenden Färbung, wenn die Objektträger nicht mit Celloidin beschichtet sind (nach ROMEIS, 1948).

2.3. Fluoreszenzmikroskopie

2.3.1. Prinzip

Nach Bedampfung eines vorher getrockneten Gewebes mit Paraformaldehyd bei erhöhter Temperatur setzen sich gewisse biogene Amine des Gewebes durch Kondensierung mit dem Formaldehyd zu fluoreszierenden Substanzen um (CORRODI, et al., 1964; FALCK and OWMAN, 1965; CORRODI and JONSSON, 1967).

Reaktionsbeispiel: Catecholamine



I II III IV

R = H oder OH; Dopamin oder Noradrenalin

I. Dopamin oder Noradrenalin
II. 6,7- dihydroxy - 1,2,3,4- tetrahydroisochinolin
III. 6,7- dihydroxy - 3,4 -dihydroisochinolin
IV. Tautomere Form.

Die tautomere Form verursacht die beobachtete Fluoreszenz.

Die Erregerlicht Maxima liegen für Catecholamine bei 410 nm, für Serotonin bei 385 bis 410 nm. Da das Emissionsmaximum der Catecholamine bei ungefähr 480 nm liegt, erscheinen sie nach Anwendung eines Sperrfilters, der die darunterliegenden Wellenlängen absorbiert, im Fluoreszenzbild grün. Serotonin dagegen, dessen Emissionsmaximum bei 520 nm liegt, erscheint gelb. Da es aber manchmal nicht möglich ist, visuell die Entscheidung zwischen grün und gelb zu treffen, wird die Fluoreszenz in solchen Fällen als monoaminerg bezeichnet.

2.3.2. Ausführung

Um eine mögliche Stress-Situation auszuschalten oder wenigstens zu vermindern, wurden die Tiere unmittelbar vor der Dekapitierung an einer abgelegenen Stelle unter den Temperatur- und photoperiodischen Bedingungen des jeweiligen Versuchs gehalten. JedesTier wurde einzeln aus dem Terrarium entnommen, schnell gewogen und dekapitiert. Die Gehirne wurden mit Durchtrennung der Sehnerven, der Medulla Oblongata und der Gehirnnerven, entfernt, so daß Gewebestücke bis zu einer Größe von 3x4mm entstanden. Die Gehirne wurden dann in numerierten Körbchen getrennt gehalten, die einen feinen Maschendrahtboden und Kupferwände besaßen. Jeweils sieben Körbchen waren zusammengeschweißt und mit einem länglichen, abnehmbaren Griff versehen. Die Gehirne wurden in flüssigem Propan bei der Temperatur von flüssigem Stickstoff eingefroren. Wenn die Zahl der Gehirne sieben übertraf, mußten sie in flüssigem Stickstoff gehalten werden, bis alle Tiere geschlachtet waren. Innerhalb weniger Stunden wurden die Gehirne in den Körbchen in die schon vorher auf -50°C gekühlte Gefriertrockenanlage (DELTA II, Christ) überführt. Um ein mögliches auftauen zu verhindern, wurde der Transport so schnell wie möglich durchgeführt. Die Gefriertrocknung wurde für mindestens 48 Stunden bei -65°C und 10^{-5}Torr

fortgesetzt. Am dritten Tag wurde die Temperatur über einen Zeitraum von 5 bis 7 Stunden auf Zimmertemperatur angehoben. Bei Erreichen der Zimmertemperatur wurde das Vakuum durch Füllung der Kammer mit Stickstoffgas gebrochen. Die äußerst wasseranziehenden Gehirne wurden sofort in ihren Körbchen zu einem mit P_2O_5 vorbereiteten Exsikkator gebracht. Das Paraformaldehyd wurde nach HAMBERGER (1967) zunächst durch mehrtägige Lagerung in einem Exsikkator über P_2O_5 und anschließend für mindestens 7 Tage in einem Exsikkator über 35%igem H_2SO_4 bei Zimmertemperatur auf den notwendigen Wassergehalt gebracht. Das Paraformaldehyd erreicht dann einen Wassergehalt von ungefähr 70%, der eine maximale Reaktion bei minimaler Diffusion erlaubt (BJÖRKLUND, et al., 1972,; FALCK, et al.,1962). Die gefriergetrockneten Gehirne wurden zusammen mit 20g von diesem Paraformaldehyd in einen kleinen Exsikkator gebracht und für 1 Stunde bei 80°C gehalten. Diese Reaktionsbedingungen erlauben die Entwicklung der Fluoreszenz von primären Monoaminen, da sekundäre Monoamine stärkere Reaktionsbedingungen erfordern. Adrenalin benötigt beispielsweise 3 Stunden (FALCK et al., 1962), wodurch eine einfache Differenzierung von primären und sekundären Aminen ermöglicht wird. Die Körbchen mit den Gehirnen wurden in ein entgastes Paraplast von 60°C bis 70°C enthaltendes Becherglas gebracht. Das Becherglas wurde in einen vorgewärmten Exsikkator gestellt, der dann evakuiert wurde, wobei die Paraplastdurchdringung nur so lange, etwa 3 bis 20 Min., fortgesetzt wurde, wie Luftbläschen aus dem Gehirn austraten. Nach der Einbettung wurden die Gehirne in Aluminiumfolie verpackt und bei Dunkelheit in Luftdichten Dosen entweder bei Zimmertemperatur oder bei 6°C in einem Kühlschrank aufbewahrt. Unter diesen Bedingungen können nach FALCK, et al., (1962) Gewebe mindestens mehrere Monate gelagert werden.

Schnitte von 10 µm Dicke wurden in horizontaler, sagittaler und frontaler Ebene hergestellt. Bei Serienschnitten wurden je 10 Schnitte für fluoreszenzmikroskopische bzw. lichtmikroskopische Untersuchungen verwendet, da ein Unterschied in der Eiweißglyzerinbeschichtung der jeweiligen Objektträger lag. Die Schnitte wurden auf einem Strecktisch erwärmt und danach entweder in a) Entellan (Merck), das zur Lösung des Paraplasts mit 3 ml Xylol auf 10 ml Entellan verdünnt war, oder in b) flüssigem Paraffin eingedeckt. Anschließend wurden die Schnitte zur Lösung des Paraplasts eine Stunde lang auf 60°C gehalten. Nach der fluoreszenzmikroskopischen Untersuchung wurden die Deckgläschen entfernt, und die für die Lichtmikroskopie beschriebene Gegenfärbung folgte.

2.3.3. Trennung von Autofluoreszenz und spezifischer Fluoreszenz; Drogen

Die Prüfung der Fluorophore wurde mit folgenden Methoden durchgeführt (FALCK und OWMAN, 1965).

1. Vergleich zwischen mit paraformaldehyd bedampften Gehirnen und Gehirnen, die ohne Paraformaldehyd 1 Stunde einer Temperatur von 80° C ausgesetzt worden sind.
2. Die Abnahme der Intensität der spezifischen Fluoreszenz während UV-Bestrahlung im Gegensatz zu der Beständigkeit der Autofluoreszenz.
3. Test mit Natriumborhydrid: Nach CORRODI, et al., (1964) werden die aus Catecholamin und Serotonin entstandenen fluoreszierenden 6,7 - dihydroxy - 3,4 - dyhydroisochinoline bzw. 6-hydroxy-3,4-dihydro-ß-carboline durch Natriumborhydrid-Behandlung zu nicht-fluoreszierenden Substanzen umgewandelt. Die Autofluoreszenz bleibt erhalten. Nach erneuter Paraformaldehyd-Bedampfung regeneriert teilweise die spezifische Fluoreszenz. Dieser Test wurde bei mehreren Schnitten nach folgender Methode angewandt, um die Spezifität der Fluoreszenz festzustellen.

Ablösung des Deckgläschens mit Xylol
Xylol (5 Min.)
Xylol (5 Min.)
100% Isopropanol
90% Aethanol + 0,1% NaBOH (eine halbe Stunde)
100% Isopropanol
Xylol
Eindecken in Entellan; Photographieren
Ablösung des Deckgläschens mit Xylol
Xylol (5 Min.) öfters Wiederholen
100% Isopropanol
Trocknen (15 Min. bei 50 C)
Paraformaldehydbedampfung (1 1/2 Stunde)
Eindecken in Entellan; erneut Photographieren

Bei diesen Reaktionsbedingungen (0,1% NaBOH, 1/2 Stunde) verschwindet die spezifische Fluoreszenz zwar vollständig, läßt sich aber schwer regenerieren (vergl. Abb.26, 27).

4. Reserpin (Serpasil, Ciba): Nach Reserpinbehandlung (15mg/kg) im Frühjahr wurde eine verminderte Fluoreszenzintensität im Hypothalamus der Eidechsen beobachtet. Dies läßt sich auch als Kriterium für die Spezifität der Fluoreszenz anwenden (PLETSCHER, 1973).

2.3.4. Optik; Mikrophotographie

Die Fluoreszenz wurde mit einem Universalmikroskop (großes Fluoreszenzmikroskop der Firma Zeiss) mit Neofluarobjektiven betrachtet. Eine Quecksilberhöchstdrucklampe, HBO 100/W 2 (Osram) diente als Erregerlichtquelle. Sowohl Auflicht wie Durchlicht wurden zur Beobachtung verwendet. Für Photoaufnahmen wurde nur Durchlicht/Hellfeld benutzt, da die Photographien im Auflicht einen ausreichenden Kontrast zwischen fluoreszierenden und nicht-fluoreszierenden Strukturen nicht boten.

Durchlicht: Erregerfilter BG 38 (32mm x 2.5mm)
BG 12 (32mm x 4mm)
Sperrfilter 44 (18mm)
50 (18mm)

Auflicht: Erreger- und Sperrfilterkombination wie bei Durchlicht
Auflichtkondensor II/FL
Reflektor FL 450

Bei Photometrie wurde im Durchlicht ein Dunkelfeldkondensor (Ultrakondensor) eingesetzt, um die Wirksamkeit der Erreger- und Sperrfilterkombination zu erhöhen.

Mikrophotographie: Kameraaufsatz Zeiss mit C-Smatic Verschluß

Schwarzweißfilme: Agfapan 400 prof.; Ilford HP_4
Belichtungszeit: 3 bis 10 Min.
Entwicklung in Rodinal 1:20; 9 bis 11 Min.

Abzüge: vorwiegend Rapidoprint; auch Dokumol (Tetenal Photowerk)

Dia-Positive: Ektachrome high speed EHB: (Kodak)

Abzüge: 1: 1 abphotographiert mit Ilford HP_4, Entwicklung in Mikrophen

2.3.5. Photometrie

Um eine objektive Meßmethode zusätzlich zur subjektiven und photographischen Auswertung der Fluoreszenzintensität zu gewährleisten, wurde eine photometrische Methode angewandt. Zur Messung diente ein Elektronenvervielfacher (RCA 1 P 28), empfindlich für Wellenlängen 200 bis 600nm. Die Impulse wurden über einen Meßverstärker mit Lichtmodulator und Digitalzähler geleitet und von einem Linienschreiber (Servogor) festgehalten. Nach Überprüfung des Emissionsspektrums mit einem Verlaufmonochromator wurde die obenbeschriebene Durchlichtfilterkombination eingesetzt.

Die relativ kurzen, dicken, zu den Ventrikeln führenden Monoaminergfasern im N. organi paraventricularis wurden bei 10 Schnitten von einem transversalgeschnittenen Gehirn untersucht. Ein Kreis mit einem Durchmesser von 14 um wurde auf den Photometer projiziert und 2 Minuten lang gemessen. Da die Intensität der Fluoreszenz mit der Zeit abnimmt, eine Tatsache, die, wie erwähnt, auch als Kriterium der spezifischen Fluoreszenz dient, wurde der Wert nach 1 Minute als Meßwert genommen. Die Schwierigkeiten, die mit der Standardisierung der Meßbedingungen verbunden sind, wurden dadurch umgangen, daß die zu vergleichenden Gehirne gruppenweise unmittelbar aufeinanderfolgend geschnitten, eingedeckt und gemessen worden sind. Die Ergebnisse dieser photometrischen Untersuchung sind in Abbildung 37 aufgeführt. Die Signifikanz der Unterschiede wurde mit dem Wilcoxon, Mann, Whitney U Test geprüft (SACHS, 1969).

3. Ergebnisse

3.1. Allgemeine Anatomie

3.1.1. Vorwort

In der Literatur besteht in der Beschreibung der Kerne und Kerngebiete im reptilian Hypothalamus keine einheitliche Terminologie (vgl. die Übersicht bei CRUCE, 1974; Tabelle I). Die Diskrepanzen in der Terminologie ergeben sich hauptsächlich aufgrund der begrenzten Zahl der untersuchten Arten aber auch aufgrund der Schwierigkeiten, Homologien zwischen den Kernen herzustellen, weder innerhalb der Reptilienarten noch innerhalb der verschiedenen Klassen der Wirbeltiere. SENN (1968) hat einen detaillierten Bericht der Morphologie und der Ontogenese des Gehirns von Lacerta sicula sicula RAF. unter besonderer Betonung des geschichteten Aufbaus der Hirnstrukturen veröffentlicht. Dieses starke Hervorheben der Kontinuitätstheorie, nach der die Kerngebiete von dem Telencephalon durch das Diencephalon bis zum Mesencephalon ziehen, führt zu einer für den Physiologen schwer verwendbaren Terminologie bei den Lacertiden. Die in dieser Studie verwendete Terminologie ist hauptsächlich von CROSBY and SHOWERS (1969) übernommen, um die Interpretation und den Vergleich der Ergebnisse zu erleichtern.

3.1.2. Praeoptische und vordere hypothalamische Region

Die Area praeoptica liegt dorsal und etwas rostral zu dem Chiasma optici. Die Commissura anterior bildet die dorsale Grenze. Die Area praeoptica kann in ein mediales, laterales und dorsales Feld unterteilt werden, die kaudal in das vordere, laterale und dorsale Feld des Hypothalamus übergehen. Der N. periventricularis praeopticus stellt den rostralsten Pol des Hypothalamus bei L. sicula campestris (Abb. 1) dar. Der Kern beginnt als eine Ansammlung von Zellen im Telencephalon und bildet danach mehrere Z-

reihen, die parallel zu dem Recessus opticus liegen. Eine zellfreie Zone bleibt über dem Großteil des Chiasma optici erhalten. Der N. supraopticus, ein magnozellulärer neurosekretorischer (paraldehydfuchsin-positiv) Kern entsteht auch im rostralen Hypothalamus, lateral über dem Chiasma optici (Abb. 1). Es ist nicht möglich, definitiv den rostralen Pol des Hypothalamus zu bestimmen, da von den beiden obengenannten Kernen ein kontinuierlicher Obergang zu Kernen im Telencephalon besteht.

Die laterale Area praeoptica bleibt zellarm. Der dritte Ventrikel bildet über dem Chiasma optici den Recessus praeopticus. Die rundlichen Ependymzellen, die den Boden und die Seiten des Recessus praeopticus auskleiden, verlieren ihre strukturierte Anordnung (Abb. 2). Erst am Ende des Recessus praeopticus formt sich erneut eine geschlossene Ependymschicht.

Mit der kaudalen Entwicklung des Recessus praeopticus teilt sich der N. periventricularis praeopticus in zwei Hauptfelder entlang des Ventrikels. Eine Gruppe wandert in dorsale Richtung, parallel zu dem Ventrikel. Die ventrale Gruppe umgibt weiterhin den Recessus praeopticus. Der N. Suprachiasmaticus entsteht aus dieser ventralen Gruppe als eine typische ovoide Zellenansammlung auf beiden Seiten des Recessus opticus. In kaudaler Richtung entwickelt sich der N. paraventricularis , die zweite magnozelluläre neurosekretorische Zellengruppe (Abb. 3). Vereinzelte große Zellen treten auf in dem verhältnismäßig zellfreien Gebiet zwischen dem dorsalen Teil des N. suprachiasmaticus und dem ventralen Teil des N. dorsomedialis, der die dorsokaudale Verlängerung des N. periventricularis praeopticus darstellt. Die Gruppe der dunkel gefärbten Zellen des N. paraventricularis (Abb. 3) erweitert sich dorsolateral und bildet dabei eine aufgelockerte Reihe, die von Blutkapillaren und zusätzlich kleinen paraldehydfuchsinnegativen Zellen durchsetzt ist. Im vorderen Hypothalamus

ziehen die Zellen des N. paraventricularis dorsolateral als eine deutlich ausgeprägte säulenförmige Zellgruppe, die jetzt als N. dorsolateralis hypothalami angesehen wird. In Höhe der Commissura postoptica ziehen die ersten Fasern des Tractus hypophyseos (supraoptico und paraventriculäre hypophysäre Fasern) in Längsrichtung durch die ventrale Grenze des vorderen Hypothalamus. Im lateralen Hypothalamus teilen sich auf dieser Höhe die Fasern des lateralen Vorderhirnbündels in einen dorsalen und ventralen Teil. Kaudal zur Commissura postoptica zieht sich der Hypothalamus in ventraler Richtung und geht dabei in den vorderen Hypothalamus über.

3.1.3. Mittlere und hintere hypothalamische Region

Die Zellen des N. ventromedialis hypothalami bilden parallel zu dem Ventrikel mehrere Reihen, die am kaudalen Ende des vorderen Hypothalamus beginnen. Im Bereich des Recessus infundibularis nehmen die Ependymalzellen an Höhe zu und bilden sich als typisch säulenförmige Zellen heraus. Entlang des Ventrikels trennt ein periventrikuläres zellfreies Gebiet die hypothalamischen Kerne von dem Ependym. Im Gegensatz hierzu liegen die Zellen des N. periventricularis hypothalami (früher auch N. infundibularis genannt) direkt neben der Ependymschicht und erreichen manchmal den Ventrikel nach Durchdringung der Ependymschicht. Der N. organi paraventricularis (nach VIGH-TEICHMAN, 1968; auch N. ependymalis hypothalami, BAUMGARTEN, 1968; Sulcus lateralis infundibuli, SENN, 1968; Paraventrikularorgan und organum vasculosum der älteren Literatur) erscheint in histologischen Schnitten als Einbuchtung und Verdickung der Ependymschicht (Abb. 4c). Er entsteht im medialen Hypothalamus und ist charakterisiert durch das Vorhandensein zahlreicher Kapillaren.

Während sich in kaudaler Richtung der Recessus infundibularis bildet, wandern die Zellen des N. organi paraventricularis kaudoventral, um sich als Dach des Recessus infundibularis zu vereinigen (Abb. 9a). Die Eigenart der den N. organi paraventricularis bildenden Zellen, wie sie sich durch die Histofluoreszenzmethode zeigte, wird in 3.2. erörtert. Auf dieser Höhe kann auf beiden Seiten der ventralen Grenze des Hypothalamus der Pars tuberalis des Infundibularstiels gesehen werden. Die Fasern des Tractus hypophyseos bilden eine Grenze zwischen dem Pars tuberalis und dem Hypothalamus. Die Anwesenheit adenohypophysärer Zellen im Hypothalamus scheint eine Besonderheit der Lacertilia zu sein (vgl. VIGH-TEICHMAN und VIGH, 1974). Im kaudalen Pol gehen die Zellen des N. ventromedialis hypothalami in die Zellen des Corpus mammilare über. In der Eidechse sind die Zellen des Corpus mammilare etwas diffus gelagert, so daß eine Differenzierung der verschiedenen Komponenten des Mammilarkomplexes fraglich erscheint.

3.2. Morphologische Verteilung monoaminerger Zellen Fasern im Hypothalamus

3.2.1. Vorwort

Die formaldehyd-induzierte spezifische Fluoreszenz der Zellkörper und Fasern im Hypothalamus der Lacertilia hat in dieser Arbeit deutliche Unterschiede in der Intensität gezeigt, die bedingt waren durch die Jahreszeit, in der die Tiere untersucht worden sind. Obwohl das Verteilungsmuster im wesentlichen gleich blieb, variierten die Zahl und Dicke der sichtbaren und in besonderem Maße der photographierbaren Fasern entsprechend der Jahreszeit. Die Photographien, die die Verteilung der Zellen und Fasern darstellen und verdeutlichen sollen, wurden daher von verschiedenen Tieren als auch von mit Monoaminooxidasehemmer behandelten Tieren erstellt.

Die Herkunft der Photographien geht hervor aus den entsprechenden Legenden und aus Tabelle I.

3.2.2. Verteilung der monoaminergen Zellkörper und Fasern

Das einzige Gebiet im Hypothalamus, das monoaminerge Zellkörper enthielt, war der N. organi paraventricularis (Abb. 4a). Die monoaminergen Zellkörper bestehen aus einem zentralgelegenen dunklen Kern, der umgeben ist von einem fluoreszierenden Feld aus monoaminhaltigem Zytoplasma. Den Zellen entstammen dicke fluoreszierende Fortsätze, die auf den Ventrikel zulaufen und als eine verdickte tropfenförmige Struktur im Ventrikel enden. In solch einem Gebiet finden sich stets Anhäufungen von Faserenden, wobei bisher ungeklärt ist, ob es zu einer Verschmelzung kommt oder nicht.Solche Gebiete bilden ein stark fluoreszierendes Areal entlang der Ventrikelwand. Die Zellen des N. organi paraventricularis bilden eine ziemlich regelmäßige Anordnung, die mit nicht-fluoreszierenden Zellen und Blutkapillaren durchsetzt ist. Andererseits gibt es Fasern, die dem N. organi paraventricularis entspringen und die zum größten Teil des N. ventromedialis hypothalami ziehen. Der N. ventromedialis hypothalami liegt weitgehend parallel zu dem N. organi paraventricularis, bleibt aber immer von ihm durch eine zellfreie Zone getrennt. Die Zellen des N. ventromedialis hypothalami erscheinen dunkel, umgeben von den fluoreszierenden Fasern des N. organi paraventricularis. Diese Fasern waren entsprechend der Jahreszeit oft stark fluoreszierend. Sie verhalten sich wie monoaminerge Nervenenden, die einen hohen Gehalt an Monoaminen aufweisen. Die dem N. organi paraventricularis entspringenden Fasern ziehen erst lateral zu dem

N. ventromedialis hypothalami, danach rostral, um im rostralen Pol des Kerns zu verschwinden. Kaudal verlaufende Fasern erreichen den kaudalen Pol des N. ventromedialis hypothalami sowie auch den N. periventricularis hypothalami. Abbildungen 5,6,7,8,9,10 zeigen die Entwicklung des N. organi paraventricularis in kaudaler Richtung bis zur Schließung des Recessus infundibularis. Dünne, auch im N. organi paraventricularis entstehende Bündel fluoreszierender Fasern nehmen einen ventralen Verlauf und ziehen subependymal am Ventrikel entlang bis zum Bereich des Recessus infundibularis (Abb. 23).
Die Dichte der monoaminergen Innervation wird in Nialamid-behandelten Tieren deutlich. Am Kopf oder vorderen Teil des N. organi paraventricularis zieht der Hauptteil der Fasern lateral zu dem N. ventromedialis hypothalami (Abb.11-16 , Sagittalserie). Nur ein paar Fasern verlaufern entlang dem Ventrikel. Während sich der N. organi paraventricularis ventromedial zu schließen beginnt, verläuft eine zunehmende Zahl an Fasern in Richtung auf den N. periventricularis hypothalami (Abb.12). An der Vereinigungsstelle des N. organi paraventricularis (Abb. 13) nimmt die Zahl der Fasern, die in Richtung des Recessus infundibularis laufen, langsam ab. Im Bereich der Eminentia mediana zeigt sich für ungefähr 30 micrometer eine dichte diffuse grüne Fluoreszenz in der äußeren Schicht (Abb.17). Dieses typische Bild einer diffusen Fluoreszenz entspricht einer äußerst großen Zahl feiner monoaminerger Fasern, vermutlich Endfasern, die in der äußeren Schicht vorhanden sind. Dieses diffuse Areal wurde jedoch nur in kastrierten (s. 3.3.4.) Tieren festgestellt.

Im vorderen praeoptischen Bereich lassen sich zwei voneinander deutlich abgrenzbare Faserbahnen lokalisieren. Die erste Faserbahn tritt im Bereich des N. periventricularis praeopticus über dem Chiasma optici in die

praeoptische Region ein, zieht dann dorsokaudal dem Ventrikel entlang, um sich schließlich mit den Zellen des N. paraventricularis zu vermischen (Abb.18a,b c). In medianer Höhe dieses Kerns nimmt die Fluoreszenz der Fasern an Intensität zu, aber mit der dorsokaudalen Entwicklung des Kerns verschwinden die Fasern. Nach Nialamidbehandlung nehmen die Zahl und Intensität der Fasern im Bereich des Recessus praeopticus zu (Abb.16), und unter diesen Bedingungen kann man beobachten, wie die Fasern die Ependymschicht durchdringen. Die Fasern in Höhe des N. paraventricularis erreichen in ähnlicher Weise die Ependymschicht (Abb.18a). Sowohl grün wie auch gelb fluoreszierende Fasern wurden in dieser Faserbahn beobachtet.

Die zweite monoaminerge Faserbahn, mit grün fluoreszierenden catecholaminergen Fasern, zieht in Längsrichtung an der Grenze der Area lateralis praeopticus (Abb.19) entlang, wo diese in die Area lateralis hypothalami übergeht. Dort, wo der Tractus optici nach dorsal zieht, wandert diese catecholaminerge Bahn nach ventral, aber dabei immer in enger Nachbarschaft zum Tractus optici. Die Fasern verschwinden an der ventralen Grenze des medialen Hypothalamus (Abb.19).

3.3. Jahreszeitliche Unterschiede im Monoamingehalt

3.3.1. April; Kulminationsphase (Höhepunkt der Spermiohistogenese nach FISCHER, 1968a)

Eine Gruppe von Eidechsen (NT) wurde innerhalb von 2 Tagen nach Ankunft geschlachtet. Hodengewichte (Tabelle I) und zahlreiche Spermien (Abb. 29) in den Hoden zeigen, daß die Tiere das Maximum ihrer jahresperiodischen Fortpflanzungsaktivität erreicht haben. In dieser Gruppe war im Hypothalamus allgemein

die Intensität der Fluoreszenz sehr hoch, besonders aber im Bereich des N. paraventricularis (Abb.18a) und in den von den Fasern des N. organi paraventricularis erreichten Gebieten. Diese Tiere wurden am Vormittag zwischen 8.00 und 10.00 Uhr geschlachtet und waren vermutlich auch bis kurz vor ihrer Ankunft den natürlichen Frühjahrsbedingungen ausgesetzt.

Um zu entscheiden, ob die frühjahrsspezifischen Umweltbedingungen (vermutlich 15 - 20°C; 13-14 Stunden Licht) für den hohen Monoamingehalt im Hypothalamus direkt verantwortlich waren, wurden ungefähr zum gleichen Datum mehrere Eidechsen (C; Tabelle I) untersucht, die in einer verlängerten Winterruhe bei 4 bis 7°C;DD gehalten worden waren. Auch diese Eidechsen wurden am Vormittag geschlachtet, obwohl kein Hell-Dunkel-Zyklus vorgegeben war. Es wurde wieder ein hoher Monoamingehalt festgestellt (Abb. 23,24,25). Die Fasern in der inneren und äußeren Schicht der Eminentia mediana waren besonders ausgeprägt (Abb.25) , wie auch die Fasern zum N. ventromedialis hypothalami, die Varicositäten aufwiesen (Abb.24,25). Das Gebiet des Recessus praeopticus und des N. paraventricularis enthielt zahlreiche Fasern. Leider war die Zahl der Tiere zu gering, um aus den Ergebnissen Schlüsse zu ziehen. Die beiden Tiere, von denen die Abbildungen stammen, hatten eine gleich gut ausgeprägte Fluoreszenzintensität, die mit Frühjahrstieren vergleichbar war. Auch die Hodengewichte waren ähnlich hoch wie im Frühjahr und zahlreiche Spermien waren vorhanden (Abb.30, 31). Möglicherweise war aber die Spermiohistogenese schon vor Einsetzen der Tiere in die Winterruhe angelaufen, da während dieser Jahreszeit sich der Zustand des Hodens von Tier zu Tier unterscheiden kann. Dieser Versuch sollte lediglich dazu dienen, den Monoamingehalt des Hypothalamus unter extremen "Winter"-bedingungen anzudeuten.

3.3.2. Spätsommer; Regressionsphase (nach FISCHER, 1968a)

Die Intensität der Fluoreszenz im Hypothalamus der Eidechsen im Spätsommer zweier aufeinanderfolgender Jahre wurde bei Tieren untersucht, die mehrere Wochen einer hohen Temperatur und langen Photoperioden ausgesetzt waren (siehe Tabelle I; BE, IA). Im Sommer lösen solche Umweltbedingungen eine Hodenregression aus; das Keimepithel besteht danach vorwiegend aus ruhenden Spermatogonien (Abb. 28). Eine erhebliche Verminderung der fluoreszierenden Substanz im N. organi paraventricularis konnte festgestellt werden (Abb. 22), und die dicken, zum Ventrikel führenden Fasern waren nicht mehr sichtbar. Der Bereich des N. ventromedialis hypothalami erhielt eine weniger dichte Faserzufuhr, und die zum infundibularen Bereich führenden Fasern waren ebenfalls nicht mehr sichtbar. Die Intensität der fluoreszierenden Fasern im praeoptischen Gebiet und in Höhe des N. paraventricularis war wesentlich vermindert (Abb. 20). Auch diese Tiere wurden vormittags geschlachtet, um einen möglichen Tagesrhythmus im Monoamingehalt zu berücksichtigen. Der Versuch aber, einen Tagesrhythmus im Monoamingehalt bei Eidechsen im Juli während der Hodenregression festzustellen, verlief negativ.

3.3.3. Vorverlegung der Regressionsphase in den April
(Vorverlegung der Regression nach FISCHER, 1968b)

Die Eidechsen wurden am 4. März 1974 aus dem Winterschlaf genommen und bis zum 24. April bei einer Temperatur von 30°C und bei einem LD 16:8 gehalten. Unter solchen Bedingungen setzt eine verfrühte, dem Spätsommer ähnelnde Hodenregression ein (Abb. 32 ; Tabelle I). Bei diesem Versuch wurde im Vergleich zu in derselben Jahreszeit geschlachteten, aber in der Kulminationsphase des Spermatogenesezyklus befindlichen Tieren eine beträchtliche Ver-

minderung des Monoamingehalts im Hypothalamus beobachtet. Die Fluoreszenzintensität im Hypothalamus ähnelte eher derjenigen von Tieren der spätsommerlichen, spermatogenetischen Regressionsphase. Der Vergleich der gemessenen Intensitäten ist in 3.3.5. und Abb. 37 dargestellt.

3.3.4. Auswirkung der Kastration

Im Spätsommer 1974 wurden Eidechsen, Lacerta sicula campestris und Lacerta muralis Brüggemani, kastriert und im folgenden Winter in die Winterruhe versetzt. Nach Beendigung der Winterruhe im Februar 1975 wurden die Tiere bis zur Schlachtung im April (KA) bzw. Mai (KM) bei 30°C und einem LD 10:14 gehalten. Im gesamten Hypothalamus wurde ein gleichmäßig hoher Gehalt an fluoreszierenden Substanzen gefunden, der der bei Tieren in der Kulminationsphase anzutreffenden Fluoreszenzintensität vergleichbar war und diese gelegentlich überstieg (Abb.4a,5,6,7,8,9,10,17,21). In der äußeren Schicht der Eminentia mediana trat eine diffuse Fluoreszenz auf (Abb.17). Die Zellkörper und ihre Fortsätze im N. organi paraventricularis zeigten eine intensive Fluoreszenz. Zahlreiche kräftig fluoreszierende Fasern wurden im Bereich des N. ventromedialis hypothalami beobachtet. Im vorderen Hypothalamus in der Region des N. paraventricularis weisen die tröpfchenförmigen Anschwellungen (Varicositäten) entlang den Fasern auf einen hohen Monoamingehalt hin.

3.3.5. Photometrische Auswertung der Fluoreszenzintensität

Wie im vorangehenden Kapitel gezeigt, findet sich während der Kulminationsphase ein hoher Monoamingehalt im Hypothalamus. Bei einer künstlichen Vorverlegung der Gonadenregression, und auch während einer natürlichen Regression, nimmt der Monoamingehalt deutlich ab. Um diese Unterschiede näher zu charakterisieren, wurde die Fluoreszenzintensität von Tieren aus verschiedenen Gruppen verglichen. Aufgrund der technischen Schwierigkeiten, die mit der Messung ver-

bunden sind, ist die Zahl der so ausgewerteten Gehirne begrenzt. In Abb.37) sind die Ergebnisse aus dem Vergleich zwischen Tieren aus der Kulminationsphase (3.3.1; 2 weiße Säulen) und Eidechsen aus einer vorverlegten Regression (3.3.3; gepunktete Säulen) dargestellt. Nur die in Gruppen zusammengefaßten Säulen lassen sich vergleichen.
In der ersten wie auch in der zweiten Gruppe wiesen die Gehirne von Eidechsen in der Kulminationsphase die höchste Fluoreszenzintensität auf. Ein Vergleich innerhalb der experimentellen Gruppe aus der vorverlegten Regression (erste Säulengruppe; 2 gepunktete Säulen) zeigte, daß die Intensität der Fluoreszenz relativ einheitlich war.

Obwohl,wie in 3.3.2. erwähnt, ein Tagesrhthmus im Monoamingehalt des Hypothalamus bei Tieren in der Hodenregression nicht feststellbar war, wurde dies photometrisch noch mal kurz untersucht. Aus einer, schon in die Regression eingetretenen Gruppe(NTM - Tabelle I), die am Nachmittag (15-16 Uhr) geschlachtet worden war und bei der eine Verminderung der Fluoreszenzintensität zu beobachten war, wurde ein Gehirn gemessen (dritte Gruppe, Säule mit Kreisen). Der Vergleich zwischen Tieren in der Regressionsphase, die am Vormittag oder am Nachmittag geschlachtet worden waren, ergab keinen großen Unterschied.

Nach subjektiver und photometrischer Auswertung zeigten Tiere, die seit mehreren Monaten kastriert waren, einheitlich eine stark erhöhte Fluoreszenzintensität (3.3.4.).
Bei Tieren, die seit 7 Wochen kastriert waren und am Nachmittag geschlachtet worden waren (Tabelle I; KAS), war diese Erhöhung nicht zu beobachten. Aus dieser Gruppe wurde ein Gehirn gemessen (gestrichelte Säule), da die Tiere zur selben Tageszeit wie die Gruppe NTM geschlachtet worden waren. Obwohl ein Unterschied in der Fluoreszenzintensität feststellbar war, blieb das Niveau im allgemeinen gleich.

4. Diskussion

4.1. Das catecholaminerge System im Hypothalamus

4.1.1. Allgemeine Anatomie

In der Area praeoptica des Hypothalamus bei Reptilien haben sich aus dem N. praeopticus magnocellularis der Fische und Amphibien zwei Kerngebiete herausgebildet (DIEPEN, 1969). Der N. supraopticus erfährt eine deutliche Abgrenzung zu dem N. paraventricularis, wobei durch vereinzelte neurosekretorische Zellen eine Verbindung zwischen beiden erhalten bleibt. Das Organon recessus praeoptici (VIGH-TEICHMANN,1968) der Fische und Amphibien ist in der Gattung Lacerta nicht mehr vorhanden. Obwohl ein sekretorisches Ependym entweder fehlt oder nur schwach entwickelt ist, verlieren die den Boden des Recessus opticus auskleidenden Zellen ihre Anordnung. Die langgestreckten Zellen treten bis an den Ventrikel heran, eine Tatsache, die, ebenso wie die starke Vaskularisation, an das Organon recessus praeoptici erinnert. Das Fehlen monoaminhaltiger Zellkörper in diesem Bereich erklärt sich möglicherweise aus einer evolutionären Spezialisation, da sich solche Zellkörper noch im Organon recessus praeoptici der Schildkröte finden (PARENT and POIRIER, 1971). Bei Lacerta viridis und/oder Lacerta muralis wurde das Organon recessus praeoptici nicht erwähnt, noch wurde vom Auftreten von Zellkörpern in diesem Gebiet berichtet (BRAAK, et al., 1968; BAUMGARTEN und BRAAK, 1968). Auch bei den Säugern wurden keine Zellkörper im praeoptischen Bereich gefunden (ODAKE, 1967).

Dieses Gebiet erfährt eine umfangreiche monoaminerge Innervation, die sich nicht auf im Hypothalamus vorkommende Zellkörper zurückführen läßt, sondern sich bis zum Telencephalon zurückverfolgen läßt. Diese Schlußfolgerung stimmt nicht mit BAUMGARTEN und BRAAK (1968) überein, die bei Lacertilia den Ursprung der Fasern in dem N. organi paraventricularis

sahen.

Serienschnitte zeigen, daß bei Lacerta sicula und Lacerta muralis die aus dem N. organi paraventricularis nach vorne ziehenden Fasern keine Kontinuität mit den Fasern des praeoptischen und vorderen Hypothalamus aufweisen. Bei Vögeln treten monoaminerge Fasern aus dem Vorderhirn in den praeoptischen Bereich ein (SHARP and FOLLETT, 1968). Der Ursprung dieser Fasern bleibt ungeklärt. Bei den Säugetieren ist das Vorkommen der catecholaminhaltigen Zellkörper sowie auch der serotoninhaltigen Zellkörper beschränkt auf das Mesencephalon und Metencephalon, mit Ausnahme der Zellkörper im Tuberinfundibularbereich des Hypothalamus (FUXE and HÖKFELT, 1970 ; FUXE, et al., 1970). Daher scheint es wahrscheinlich, daß die Fasern im vordersten Teil des Hypothalamus, obwohl sie vom Vorderhirn her eintreten, Teil einer catecholaminergen Bahn sind, die ihren Ursprung im Mesencephalon nimmt. Die enge anatomische Verknüpfung von Hypothalamus und Telencephalon sowie die Vorverlegung der praeoptischen Region in das Telencephalon legen die Vermutung nahe, daß eine entsprechend enge physiologische Verknüpfung vorliegt. In jüngster Zeit wurde der praeoptische Bereich auch als ein Ursprung der RH Neurone angesehen (NAIK, 1975). Ob die catecholaminergen Fasern im praeoptischen und vorderen Hypothalamus die neurosekretorischen Zellen ennervieren, kann weder mit licht- noch mit fluoreszenzmikroskopischen Methoden entschieden werden. Aber bei den Säugetieren bilden die fluoreszierenden Fasern Synapsen an den neurosekretorischen Zellen (FUXE and HÖKFELT, 1967). Die Rolle der neurosekretorischen Kerne aber in der Steuerung des Fortpflanzungssystems bleibt bislang ungeklärt (SWAAB, 1972).

Die Bereiche des hinteren Hypothalamus enthalten das komplexe und ausgedehnte monoaminerge System, das von dem N. organi paraventricularis ausgeht. Die catecholaminergen Zellkörper des N. tuberus diffusus, welcher nach BAUMGARTEN und BRAAK (1968) bei Eidechsen noch vor dem N. organi paraventricularis liegt, konnten nicht gefunden werden. Die von PARENT und POIRIER (1971) bei Schildkröten beschriebenen monoaminhaltigen Zellen des N. infundibularis konnten weder für L. sicula noch für L. muralis nachgewiesen werden.

Eine Obereinstimmung entsprechender Befunde bei Vögeln konnte bislang nicht erzielt werden. So finden sich im N. infundibularis bei Carduelis chloris und Anas platyrhynchos (OEHMKE, 1969) und der Taube (FUXE and LJUNGGREN, 1965) monoaminerge Zellkörper. Bei Zonotrichia leucophrys gambelii dagegen konnten diese Zellen nicht aufgezeigt werden (SOEST, 1973). Bei Säugetieren ist das tuberoinfundibulare-dopaminerge System mit Zellkörpern im N. arcuatus und N. anterior periventricularis ausführlich beschrieben (FUXE, 1964; FUXE, et al., 1970).

Im allgemeinen waren die Faserbahnen bei den Eidechsen nicht besonders ausgeprägt, obwohl sich in Bezug auf Jahreszeit und physiologischem Zustand große Unterschiede ergaben. Die unterschiedliche Erscheinung des Catecholaminsystems könnte auf inter- sowie auch intraspezifische Unterschiede zurückgeführt werden, wobei aber auch minimale Abweichungen in der angewandten Methodik, vor allem aber verschiedene physiologische Zustände von Bedeutung sind.

Die Anwendung von monoaminooxydasehemmern, wie z.B. Nialamid, bewirkt eine deutliche Erhöhung der Fluoreszenzintensität der Zellkörper und Fasern (Abb. 11 - 16). Nach der Behandlung mit Nialamid läßt sich ein dichtes Netz von Fasern im Infundibularbereich darstellen. Möglicherweise ist der Catecholamingehalt dieser Fasern im unbehandelten Tier so gering, daß sie sich mit der Falck-Hillarp-Histofluoreszenz-Methode nicht erfassen lassen. Die Interpretationen anatomischer Daten, die lediglich aus drogenbehandelten Tieren gewonnen wurden, müssen mit Vorsicht betrachtet werden. Sollte jedoch das catecholaminerge System mit der Produktion und Freisetzung der Releasing Hormone etwas zu tun haben, dann ist eine dichte Innervation zur Integrierung der Kerngebiete im Infundibularbereich zu erwarten.

4.1.2. Jahreszeitliche Unterschiede im Monoamingehalt

Der in dieser Untersuchung beschriebene Unterschied im Monoamingehalt des N. organi paraventricularis findet sich nach WEISS und KABISCH (1972) auch beim Teichmolch, Triturus vulgaris. Die Fluoreszenzintensität war bei Tieren, die bei 20°C abgelaicht hatten, niedriger als bei Tieren, die bei 5°C kurz vor der Laichzeit standen. Der Unterschied wurde auf die unterschiedlichen Temperaturen zurückgeführt. Auch beim Frosch, Rana temporaria, sind die Gehirncatecholamine bei großen Schwankungen von Tier zu Tier im allgemeinen im Herbst und Winter bei 5°C höher als im Sommer bei 25°C (HARRI, 1972). Wie WEISS und KABISCH (1972) hat auch HARRI (1972) die Unterschiede in der Fluoreszenzintensität von den verschiedenen Temperaturen abhängig gesehen. In allen früheren Arbeiten zum Monoamingehalt im Gehirn von Amphibien und Reptilien wurde eine Abhängigkeit vom Zustand des Fortpflanzungssystems verneint (QUAY and WILHOFT, 1966) oder nicht beachtet.

Der Befund, daß der Monoamingehalt bei spermiohistogenetisch aktiven Männchen, die im Frühjahr bei 20°C gehalten wurden, höher war als bei Männchen, die zur selben Jahreszeit oder im Spätsommer jeweils bei 30°C gehalten wurden, ließe sich im Sinne von WEISS und KABISCH (1972) und HARRI (1972) interpretieren. Der genannte Befund legt die Schlußfolgerung nahe, daß der beobachtete jahreszeitliche Unterschied im Monoamingehalt des Hypothalamus unmittelbar von der jeweiligen Umgebungstemperatur bestimmt wird.

Aber bei Berücksichtigung des Fortpflanzungszustandes des Tieres ist die Schlußfolgerung, daß zwischen den Unterschieden im Monoamingehalt der Gehirne und der spermiohistogenetischen Aktivität eine Korrelation besteht, nicht minder zwingend. Die Tatsache, daß die Fortpflanzungsaktivität der Eidechse nach FISCHER (1974) vor allem von der Umgebungstemperatur und der Photoperiode abhängig ist, erschwert die eindeutige Rückführung des Monoamingehalts entweder nur auf die Umgebungstemperatur oder nur auf den Fortpflanzungszustand. Zwischen dem jeweiligen Monoamingehalt von Apriltieren (20°C), Augusttieren (30°C) und Apriltieren (30°C) und dem jeweiligen spermiohistogenetischen Aktivitätsgrad, der Kulmination im April, der Regression im August und der vorverlegten Regression im April, besteht möglicherweise eine Korrelation.

Der zu einem bestimmten Zeitpunkt anzutreffende Monoamingehalt des Gehirns entspricht der jeweiligen Monoaminsynthese- und Monoaminausschüttungsgeschwindigkeit. Im allgemeinen erfolgt die Catecholaminsythese durch Aufnahme von Tyrosin in das Neuron, Hydroxylierung zu DOPA durch Tyrosin hydroxylase; Dekarboxylierung zu Dopamin durch aromatische Aminsäure Dekarboxylase; Oxidierung zu Noradrenalin durch Dopamin-ß-Oxidase.

Daher läßt sich ohne eine gleichzeitige Messung der Enzymaktivitäten die hohe Fluoreszenzintensität bei spermiohistogenetisch aktiven Tieren weder der erhöhten Monoaminsynthese noch der verminderten Monoaminausschüttung zuordnen. Die ausgeprägte Fähigkeit des Monoaminooxidasehemmer, Nialamid, die Fluoreszenzintensität im Frühjahr zu erhöhen, deutet darauf hin, daß die Monoaminsynthesegeschwindigkeiten hoch sind.

Die Vermutung, daß der erhöhte Monoamingehalt im Frühjahr von einem erhöhten Gonadotropinspiegel begleitet werden kann, wird gestützt durch die Beobachtung einer erhöhten Fluoreszenzintensität bei zur Ovulationsförderung mit Hypophysenextrakt behandelten weiblichen Kröten (MCKENNA and ROSENBLUTH, 1974). Dieselben Autoren berichteten ohne Angabe von Umgebungstemperatur oder Fortpflanzungszustand von einer bei männlichen Kröten höheren Fluoreszenzintensität im Organum vasculosum hypothalami als bei Weibchen.

Eine Korrelation zwischen dem Catecholamingehalt des Hypothalamus und dem Fortpflanzungszyklus bei Säugetieren kann als erwiesen angenommen werden, obwohl die Berichte über die Unterschiede im Catecholamingehalt während des Östrus-Zyklus der weiblichen Ratte widersprüchliche Ergebnisse zeigten (CRAVEN and MCDONALD, 1971; LICHTENSTEIGER, 1973). LICHTENSTEIGER (1969) hat die Veränderungen in der Fluoreszenzintensität der Zellkörper des N. arcuatus, in dem sich hauptsächlich Dopamin befindet, gemessen. Die niedrigsten Werte wurden bei Beginn der Diöstrusphase, des Zeitpunktes des niedrigsten Gonadotropin- und Ovarialsteroidsspiegels, festgestellt. Die höchsten Werte der Fluoreszenzintensität wurden während der Östrusphase, des Zeitpunktes des höchsten Gonadotropin- und Östrogenspiegels, gemessen. Daß die erhöhte Fluoreszenz-

intensität eher mit dem erhöhten Gonadotropin- als mit dem erhöhten Steroidspiegel korreliert, zeigt sich durch die Tatsache, daß weibliche mit H^3-tyrosin injizierte Ratten in der Proöstrusphase viermal so viel H^3-Catecholamine produzierten als in der Diöstrusphase und zweimal so viel wie in der Östrusphase (ZSCHAEK and WURTMAN, 1973).

4.1.3. Der Einfluß der Kastration auf den hypothalamischen Monoamingehalt

Der zwingendste Beweis, daß der hohe Monoamingehalt in den Eidechsen im Frühjahr eher mit dem Fortpflanzungszustand als mit der Umgebungstemperatur korreliert, ergibt sich aus der Tatsache, daß die kastrierten Eidechsen einen extrem hohen Gehirnmonoamingehalt aufwiesen, obwohl sie bei 30°C gehalten wurden. Wenn die Umgebungstemperatur der wichtigste Faktor bei der Steuerung des Monoamingehalts des Hypothalamus gewesen wäre, dann hätten die kastrierten Tiere einen den regredierten Tieren im August ähnlichen Monoaminspiegel haben müssen.

Daß die Kastration zu einem erhöhten Monoamingehalt im Hypothalamus führt, wurde bei den Vögeln festgestellt und bei den Säugetieren ausführlich beschrieben (GRABER and NALBANDOV, 1972). Die Aktivität des Enzyms Tyrosinhydroxylase (Tyrosin zu Dopa) im vorderen Hypothalamus stieg nach Ovariektomie an (BEATTIE, et al., 1972). Nach Ovariektomie erfolgte auch eine erhöhte und beschleunigte Ansammlung von H^3-Catecholaminen im Gehirn nach Injizierung von H^3-Tyrosin (ANTONTAY, 1970; ANTON and WURTMAN, 1970). Die Ovariektomie verursachte zusätzlich eine Beschleunigung bei der Aufnahme von H^3-Norepinephrin aus der Cerebralflüssigkeit (WURTMAN, 1973). Diese Ansammlung konnte in hypophysektomierten Tieren nicht beobachtet werden,

konnte aber in intakten oder mit FSH behandelten hypophysektomierten Tieren wiederholt werden. Eine Östrogenbehandlung reduzierte die durch Ovariektomie entstehende hohe Fluoreszenzintensität (LICHTENSTEIGER, 1969; BAPNA, et al., 1971). In ähnlicher Weise erfolgte nach Kastration der männlichen Ratte eine erhöhte Fluoreszenz in den Zellkörpern des N. arcuatus (HYPPÄ und VÄLAVAARA, 1970, HYPPÄ and RINNE, 1971) bei einer gleichzeitigen Zunahme der FSHRH-Aktivität. Eine Behandlung mit Testosteron, welche die FSH-Ausschüttung vermindert, reduzierte auch die Fluoreszenz. Diese Autoren fanden jedoch keine Veränderung im Noradrenalingehalt des Hypothalamus. DONOSO, et al.,(1967) sowie auch COPPOLA (1972) und ANTON-TAY und WURTMAN (1969) fanden bei Anwendung der chemischen Methode zur Catecholaminbestimmung eine erhöhte Noradrenalinkonzentration nach Kastration von männlichen und weiblichen Ratten. STEFANO and DONOSO (1967) fanden, daß die Veränderungen in der Noradrenalinkonzentration sich auf den vorderen Hypothalamus beschränkten. Diese Ergebnisse zeigen, daß im allgemeinen ein erhöhter Catecholamingehalt im Gehirn korreliert mit physiologischen Zuständen, die von einer erhöhten Gonadotropinausschüttung begleitet sind. Zusätzlich kann der erhöhte Catecholamingehalt bei Behandlung mit den entsprechenden Sexualhormonen auf einen "normalen" Wert reduziert werden. Daher ist die Annahme berechtigt, daß der nach der Kastration erhöhte Catecholamingehalt im Hypothalamus der Eidechse mit einer erhöhten Gonadotropinausschüttung zusammenhängt.

Ob die diffuse Fluoreszenz, die in der Eminentia mediana (Abb. 17) einiger, nicht aller kastrierten Tiere beobachtet wurde, catecholaminerge oder serotoninerge Faserendaufsplitterungen darstellt, kann nicht entschieden werden. Aber dieses Bild einer diffusen Fluoreszenz wurde auch im thalamischen N. praetektalis beobachtet und stellt

in diesem Kern eine starke Fluoreszenz dar, in der sich die einzelnen Varicositäten nicht mehr unterscheiden ließen (BAUMGARTEN, 1972). Im N. praetektalis sind Serotonin-Faserenden verteilt. Solche eine diffuse Fluoreszenz in der äußeren Schicht der Eminentia mediana der Ratte wurde als dichte Endaufsplitterung der Noradrenalinneurone angesehen (FUXE, et al., 1970). Da auch die Zahl der sichtbaren catecholaminergen Endaufsplitterungen sich mit dem physiologischen Zustand verändern kann (FUXE, et al., 1970), fällt das Auftreten der diffusen Fluoreszenz möglicherweise zusammen mit der Zunahme der monoaminergen Nervenenden. Die monoaminerge Innervation im Bereich der oft bei der Eidechse recht schwierig zu lokalisierenden Eminentia mediana, war am besten sichtbar bei den Apriltieren, gleich ob bei 5°bis 7°C oder bei 20°C. Daher scheint das klassische monoaminerge Verteilungsmuster im Infundibularbereich der Eidechsen ähnlich dem der restlichen untersuchten Wirbeltierklassen, und eine funktionelle Bedeutung für die Fortpflanzung kann dem monoaminergen System zugeordnet werden.Bei Amphibien sind die tubero-hypophysealen monoaminergen Fasern durch die Versuche von DIERICKX (DIERICKX, et al., 1973) mit der Ausschüttung gonadotropiner Hormone in Verbindung gebracht worden.

4.2. Serotoninhaltige Nervenzellkörper und -fasern

Die Serotoninsynthese in zentralen Neuronen erfolgt im allgemeinen nach folgenden Schritten: Aktive Aufnahme von Tryptophan; Hydroxylierung durch Tryptophan Hydroxylase zu 5-Hydroxytryptophan (5-HTP); Dekarboxylierung durch 5-Hydroxytryptophan Dekarboxylase zu 5-Hydroxytryptamin (5-HT, Serotonin).

Bei Reptilien ist das Vorkommen von Serotonin in den verschiedenen Teilen des Gehirns durch chemische Methoden nachgewiesen worden. Der Nachteil dieser Methoden besteht darin, daß die Analyse spezifischer Gehirnbereiche nicht möglich ist. Im Alligator (Alligator-mississippiensis) fand WELSH (1964) den höchsten Serotoninwert im Diencephalon, den nächsthöheren im Lobus optici, gefolgt von ungefähr gleichen Werten im Telencephalon und Metencephalon. Die Tatsache jedoch, daß sich der Hauptteil des Serotonins im Diencephalon und im Gesamtgehirn im Pinealorgan befindet, ist vermutlich verantwortlich für den hohen im Diencephalon registrierten Wert. QUAY und WILHOFT (1964) haben beim Alligator eine ungefähr gleiche Serotoninkonzentration im Diencephalon und Mesencephalon gefunden. Bei Eidechsen mit hochentwickeltem Pinealorgan liegt der höchste Serotoninwert im mesencephalischen Tegmentum. Serotonin wurde bei L. viridis nachgewiesen und kommt in vergleichsweise hohen Werten bei L. muralis vor (BRAAK, et al., 1968). Ober seine Verteilung in den einzelnen Gehirnteilen finden sich bei den Autoren keine Hinweise. In der vorliegenden Arbeit wurden die Hauptserotoninzellkörper außerhalb des Hypothalamus im N. reticularis mesencephali gefunden, was mit BRAAKS Bericht (BRAAK, et al., 1968) hinsichtlich L. muralis und L. viridis übereinstimmt. Es bleibt weiterhin unmöglich, den aus diesem Kern entstehenden proximalen Fasern in ihrem Verlauf zu folgen. Nur die Faserendanschwellungen wiederum enthielten Serotonin in ausreichender Konzentration, um eine Darstellung mit der Histofluoreszenzmethode zu ermöglichen. Die Endanschwellungen waren im Tectum opticum sehr auffällig. Sowohl Serotoninzellkörper als auch Fasern wiesen nach Nialamidbehandlung im Frühjahr eine besonders kräftige Fluoreszenz auf.

Proximale Fortsätze wurden sichtbar und machten den bipolaren Charakter der Zellen deutlich, aber diese Fortsätze ließen sich nicht über lange Distanzen verfolgen.

Obwohl im Hypothalamus einige gelbfluoreszierende Fasern ebenso wie einige vorwiegend gelbfluoreszierende Zellkörper im N. organi paraventricularis beobachtet wurden, kann man nicht mit Sicherheit daraus schließen, daß sie Serotonin enthalten und wurden daher als monoaminergisch bezeichnet. Die Aussage, daß Serotonin nicht vorhanden ist, kann eine falsche Folgerung beinhalten, da der zu erwartende schnelle Zerfall nach UV-Bestrahlung (FUXE, et al., 1970) lediglich das Erlöschen der Fluoreszenz während der der Beobachtung vorausgehenden Zeit verursacht hat. Aber die sich auf die Beobachtung gelber Fluoreszenz stützende Annahme, daß Serotonin in einer Nervenstruktur vorhanden ist, kann ebenso trügerisch sein. Große Mengen von Catecholaminen können eine Verschiebung von Grün (420nm) nach Gelb (540nm) im Emissionsmaximum bewirken (CORRODI and MALMFORS, 1966). Diese Möglichkeit der Verschiebung im Emissionsmaximum besteht durchaus in den Zellkörpern und Fasern des N. organi paraventricularis mit hoher Fluoreszenzintensität wie etwa bei Appriltieren (vgl. 3.3.1.) oder kastrierten Tieren (vgl. 3.3.4.). Selbst BAUMGARTEN (1972) konnte mit der mikrospektographischen Analyse die genaue Zusammensetzung der Monoamine im N. organi paraventricularis nicht bestimmen. Obwohl sicherlich große Catecholaminmengen vorhanden sind, können diese in derselben Zelle oder in verschiedenen Zellen mit Serotonin auftreten, und zusätzlich könnte ein Gemisch aus anderen Monoaminen vorhanden sein.

PARENT (1973) konnte im Hypothalamus der Schildkröte keine serotoninhaltigen Zellkörper feststellen. In Längsrichtung verlaufende Faserbahnen wurden lediglich als monoaminergisch bezeichnet. OEHMKE, et al.,(1969) beschrieb für den Spatzen, Passer domesticus, nur gelbgrüne aminergische Faserendanschwellungen in der Eminentia mediana und wies auf die in der Literatur über Vögel anzutreffenden Diskrepanzen in der Einschätzung der im Hypothalamus durch Serotonin verursachten gelben Fluoreszenz hin.

Chemische (SAAVEDRA, et al., 1974) und Histofluoreszenzmethoden (FUXE, 1965) weisen Serotonin in allen Teilen des Hypothalamus bei Ratten nach. Die durch Anwendung von 5,6 - Dihydroxy-Tryptamin, einer für die zentralserotoninergischen Neurone toxischen Droge,erreichte Degenerierung der Nervenfaserenden in der äußeren Schicht der Eminentia mediana der Ratte deutet auf indolhaltige Faserendanschwellungen hin (BAUMGARTEN, et al., 1974). Die zu den Faserendanschwellungen gehörenden Zellkörper wurden bei BAUMGARTEN nicht erwähnt, während FUXE (1965) sie in das Mesencephalon verlegte.

Das Vorhandensein von serotoninergischen Faserenden im Hypothalamus der niederen Wirbeltiere und damit auch der Eidechse darf angenommen werden, aber gegenwärtig lassen sie sich noch nicht von catecholaminergischen Faserenden unterscheiden.

Die serotoninergischen Zellkörper des Mesencephalon und ihre Endverästelungen sind nach BRAAK, et al.,(1968) bei der Eidechse vor allem anatomisch und funktionell an den sensorischen und visceromotorischen Bahnen beteiligt. Leider sind Angaben über die Temperatur und den physiologischen Zustand der Eidechsen in der Ar-

beit von BRAAK, et al.,(1968) nicht gemacht. Sowohl die serotoninergischen Zellkörper als auch die Fasern waren besonders deutlich in Apriltieren sichtbar, bei 5°bis 7°C ebenso wie bei 20°C, aber im Jahresverlauf konnten keine markanten Änderungen nachgewiesen werden. WILHOFT and QUAY (1965) stellten im Spätsommer bei steigender Temperatur eine Erhöhung von Serotonin in der Eidechse Sceloporus occidentalis fest. Der erhöhte Serotoningehalt wurde als direkte Auswirkung der Temperatur auf das Gehirn angesehen, da die Aktivität des Enzyms 5-hydroxytryptophan dekarboxylase bei erhöhter Temperatur ansteigt. Auch HARRI (1972) fand bei Fröschen im Sommer einen höheren Serotoningehalt als im Winter und schrieb es einer im Sommer verminderten Monoaminooxidase-Aktivität zu. Aber beim Vergleich der temperaturabhängigen Aktivität des aus Rattengehirn gewonnenen mit dem aus Froschgehirn gewonnenen Enzyms Monoaminooxidase sind bei 37°C keine großen Unterschiede feststellbar. Bei 2°C aber verliert das aus dem Rattengehirn gewonnene Enzym seine Aktivität, obwohl das aus dem Froschgehirn gewonnene immer noch eine beträchtliche Aktivität aufweist. Daher kann sich der Abbau von Serotonin während der Winterruhe fortsetzen, und die Aktivität von 5-HTP könnte der wesentliche Faktor zur Bestimmung des tatsächlichen Serotoningehalts unter Sommer- und Winterbedingungen sein, obwohl andere Enzyme der Bahn nicht übersehen werden sollten. Sowohl die chemische (WILHOFT and QUAY, 1965) als auch die Histofluoreszenzmethode (JONSSON, 1967) zur Bestimmung von Serotonin können durch Verunreinigung mit 5-HTP beeinträchtigt werden, so daß nur enzymatische Untersuchungen zur Klärung der Widersprüche führen können.

Die Behandlung von Eidechsen mit 5-HT verursachte keine Veränderung der Körpertemperatur (WILHOFT and QUAY, 1965), während bei Säugetieren eine Temperaturveränderung stattfand (FELDBERG and MYERS, 1965).

Eine Betäubung der Eidechsen konnte durch Behandlung mit Serotonin allein nicht erreicht werden. Sie verlangt die Freisetzung der neuronalen Monoamine durch Reserpin zusammen mit einer Verhinderung des Abbaus durch Monoaminooxidasehemmer und die gleichzeitige Injizierung von Serotonin. Diese kombinierte Behandlung verursacht eine beträchtliche Erhöhung des interneuronalen Serotonins (BRODIE, et al., 1964; BRAAK, et al., 1968). Möglicherweise sind die hier beschriebenen Unterschiede zwischen den Säugetieren und den niederen Wirbeltieren nicht strukturell bedingt sondern auf Konzentrationsunterschiede zurückzuführen.

Dem Serotonin wurde nicht nur eine Bedeutung für den Temperaturhaushalt und die Motorik zugeschrieben, sondern auch eine Rolle bei der Steuerung der Gonadotropinausschüttung zugemessen. Die intraventrikuläre Injizierung mit Serotonin verringerte den LH-Spiegel in ovariektomierten Ratten (MCCANN, et al., 1972). Serotonin wirkte nicht nur auf die LH-Ausschüttung ein, sondern erleicherte auch die Prolaktinausschüttung(KORDON, 1971). Ob Serotonin eine Schlüsselstellung bei der Steuerung des Fortpflanzungssystems einnimmt oder eher die Funktion eines Feinsynchronisators hat, kann z.Zt. nicht geklärt werden. Eine zusätzliche Interaktion zwischen Melatonin und Serotonin in Höhe des Hypothalamus ist möglich (FUXE, et al., 1970).

5. Schlußfolgerung und Ausblick

Die Verknüpfung zwischen dem monoaminergen System im Hypothalamus und dem Fortpflanzungssystem der männlichen Eidechse, untersucht in dieser Arbeit anhand der Histofluoreszenz - Methode und dem Hodenzustand enthält zwangsläufig die Ahnname einer Beteiligung der Monoamine an der Steuerung der RHs im Hypothalamus. Die genaue Zusammenwirkung des monoaminergen Systems mit dem der RHs, so wie mit dem cholinergen System in der Steuerung des Fortpflanzungszyklus ist auch bei Säugern noch nicht bekannt.

Der Catecholamingehalt im Hypothalamus bei Vögeln ging dem Luteinisierenden Hormon RH (LHRH) parallel und wiess bei reifen, spermiogenetisch aktiven Männchen einen Tagesrhythmus auf. Bei inaktiven Männchen, bei denen kein LHRH feststellbar war, fand sich auch kein Tagesrhythmus (CAMPBELL and WOLFSON, 1974). Umweltfaktoren wie Temperatur und Photoperiode können aber beide Phänomäne unabhängig steuern. Da bei Vögeln unter konstanten, stimulierenden Umweltbedingungen eine Verminderung der LH Ausschüttung nach gewisser Zeit einsetzt (FOLLETT, et al., 1975) und daher eine Hodenregression erfolgen muss, können Umweltfaktoren nicht allein für die Steuerung des Fortpflanzungszyklus verantwortlich sein.

Leider ist die Anwendung der Histofluoreszenz- Methode zur quantitativen Untersuchungen begrenzt durch die Schwierigkeit geringe Intensitätsunterschiede fest zu stellen (KOPIN, et al., 1974). Tagesrhythmen der Monoamine wurden meistens mit einerchemischen Methode untersucht (SCHEVING, et al., 1968). Daher lassen sich weiterhin, mit der Histofluoreszenz - Methode nur grosse Unterschiede im jahreszeitlichen Monoamingehalt bestimmen. Eine nähere Charakterisierung des Anstiegs und Abfalls ist nicht möglich. Nur mit gleichzeitiger Untersuchung der Enzymaktivitäten wäre eine genaue Beschreibung möglich.

Die Funktion der monoaminergen Zellkörper- und -Fortsätze des N. organi paraventricularis ist vermutlich sensorisch (VIGH-TEICHMAN, 1968;BRAAK, 1968). Der Kern bietet eine anatomische Verknüpfung zwischen Zerebralflüssigkeit und anderen hypothalamischen Kernen, aber eine Funktionelle Verknüpfung ist nicht nachgewiesen. So bleibt auch die Bedeutung für die Steuerung der Hypophysenhormonausschüttung bei Eidechsen unklar.

6. Zusammenfassung

Das Vorkommen und die Verteilung monoaminhaltiger Nervenzellkörper und -fasern im Hypothalamus der Eidechse wurde mit der Falck-Hillarp Histofluoreszenzmethode untersucht. Monoaminhaltige Zellkörper befinden sich nur im N. organi paraventricularis. Diese Zellkörper entsenden Fortsätze, die in dem Ventrikel als Endausbreitungen enden. Dem N. organi paraventricularis entstammen außerdem Fasern, die zu dem Bereich des N. ventromedialis hypothalami und N. periventricularis hypothalami ziehen.

In der Area praeoptica und vorderen Hypothalamus befinden sich zwei monoaminerge Faserbahnen. Eine Faserbahn tritt aus dem Vorderhirn in die Area praeoptica ein und gelangt am Ventrikel entlang zu dem N. paraventricularis. Die andere Bahn liegt dicht am Chiasma optici, bzw., Tractus optici und verschwindet im ventralen, vorderen Hypothalamus.

Die Fluorezenzintensität wiess beträchtliche jahreszeitliche Unterschiede auf. Eine kräftige Fluoreszenz war im Frühjahr bei 24°C, während der Kulminationsphase der Spermiogenese anzutreffen. In der Regressionsphase im Sommer bei 30°C oder bei einer vorverlegten Regression im April bei 30°C war die Fluoreszenzintensität sehr reduziert. Bei Eidechsen die im Sommer kastriert worden waren befand sich im darauffolgenden Frühjahr eine erhöhte Fluoreszenzintensität im Hypothalamus.

Im gegensatz zu der Annahme daß bei ektothermen Wirbeltiere der Monoamingehalt des Gehirns allein von der Umgebungstemperatur abhängt, zeigen die Ergebnisse dieser Untersuchung, daß der jeweilige Monoamingehalt im Hypothalamus eher dem Zustand des Fortpflanzungssystems parallel geht.

Adams, H., Czihak,G. 1964. Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Fischer Verlag, Stuttgart.

Anton-Tay, F. and Wurtman, R.J., 1968. Norepinephrine: Turnover in brains after gonadectomy. Science 159:1245.

_____., Anton, S., Wurtman, R.J., 1970. Mechanism of changes in brain norepinephrine metabolism after ovariectomy. Neuroendocrinology 6: 265.

Bapna,J., Neff, N.H., Costa,E., 1971. A method for studying norepinephrine and serotonin metabolism in small regions of r rat brain. Effect of ovariectomy on amine metabolism in anterior and posterior hypothalamus. Endocrinol. 89:1345

Bartholomew, G.,A., 1953. The modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the lizard Xantusia vigilis. Copeia 1953:45.

_____, 1969. Photoperiodism in reptiles. In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. (Withrow, R., B., ed.). Washington. D.C., AAAS, 1959.

Baumgarten, H.G., 1972. Biogenic monoamines in the cyclostomes and lower vertebrates. Prog. Histochem. Cytochem. 4 : 1 .

_____, Braak, H., 1968. Catechoalamine im Gehirn der Eidechse (Lacerta viridis und Lacerta muralis). Z.Zellforsch. 86: 574.

_____, Lachenmayer, L., 1974. Indoleamine-containing nerve terminals in the rat median eminence. Z.Zellforsch. 147:285.

Beattie, C.W., Rodgers, C.H., Soyka, L.F., 1972. Influence of ovariectomy and ovarian steroids on hypothalamic tyrosine hydroxylase activity in the rat. Endocrinol. 91: 276.

Björklund, A., Falck, B., Owman, Ch., 1972. Fluorescence microscopic and microspectrofluorometric techniques fpr the cellular localization and characterization of biogenic amines. In: Methods in Investigative and Diagnostic Endocrinology. Vol.I. The Thyroid and Biogenic Amines.(Rall, J.E., Kopin, I.J.,ed) Amsterdam.

Braak, H., 1968. Zur Ultrastruktur des Organon Vasculosum Hypothalami der Smaragdeidechse (Lacerta viridis). Z.Zellforsch. 84:285.

_____., 1970. Biogene Amine im Gehirn vom Frosch (Rana esculenta). Z. Zellforsch. 106 : 269.

_____.,Baumgarten, H.G., Falck, B., 1968. 5-Hydroxytryptamin im Gehirn der Eidechse (Lacerta viridis und Lacerta muralis). Z.Zellforsch. 90: 161.

Brodie, B.B., Bogdanski, D.F., Bonomi, L. 1964. Formation, storage and metabolism of serotonin (5-HT) and catechoalamines in lower vertebrates. Comp. Neurochem. Proc. 5th Int. Neurochem. Symp. (Richter, D. , ed.).

Burck, H.-C., 1969. Histologische Technik. Thieme Verlag, S uttgart.

Burns, J.M., Richards, J.S., 1974. Effects of mammalian and host gonadotropins on the ovaries and oviduct of female Texas horned lizards, Phrynosoma cornutum. Comp. Biochem. Physiol. 47A: 655.

Campbell, G.T., Wolfson, A., 1974. Hypthalamic norepinephrine, luteinizing hormone releasing factor activity and reproduction in the Japanese Quail, Coturnix coturnix japonica. Gen. and Comp. Endocrinol. 23: 302.

Chacko, T., Terlou, M., Peute, J., 1974. Fluorescence and electron microscopical study of aminergic nuclei in the brain of Bufo poweri. Cell Tiss. Res. 149: 481.

Coppola, J.A., 1969. Turnover of hypothalamic catecholamines during various states of gonadotropin secretion. Neuroendocrinol. 5: 75.

Corrodi, H., Hillarp, N.-A., Jonsson, G., 1964. Fluorescence methods for the histochemical demonstration of monoamines. 3. Sodium borohydride reduction of the fluorescent compounds as a specificity test. J. Histochem. Cytochem. 12: 582.

_____, Jonsson, G., 1967. The formaldehyde fluorescence method for the histochemical demonstration of biogenic monoamines. J.Histochem. Cytochem. 15: 65.

_____, Malmfors, T., 1966. The effect of nerve activity on the depletion of the adrenergic transmitter by inhibitors of noradrenalin synthesis. Acta Physiol. Scand. 67; 352.

Craven, R.P., McDonald, P.G., 1971. The effects of intrahypothalamic infusions of dopamine and noradrenalin on ovulation in the adult rat. Life Sci. 10: 1409.

Crosby, E.C., Showers, M.J.C., 1969. Comparative anatomy of the preoptic and hypothalamic area. In: The Hypothalamus. (Haymaker, W., Anderson, E., Nauta, W.J.H., eds.) Thomas, Springfield, Illinois.

Cruce, J.A.F., 1974. A cytoarchitectonic study of the diencephalon of the Tegu lizard, Tupinambis nigropunctatus. J.Comp. Neurol. 153: 215.

Della Corte, F. Cosenza, L., 1965. Effetti Dell'LH E Dell' FSH sui testicoli di Lacerta s. sicula Raf. in Stasi invernale. Atti Soc. Peloritana Sc. fis. mat. nat. XI (suppl) 113.

_____,Angelini, F., Cosenza, L., 1966. Azione dell' FSH de Maiale su esemplari di Lacerta s. sicula Raf. con e testicoli in Atrofina estiva. Atti Soc. Peloritana Sc. fis. mat. nat. 12: 643.

Diepen, R., 1962. Der Hypothalamus. In: von Möllendorffs Hdb. d. mikr. Anat. des Menschen. Nervensystem (Bargmann, w.,ed). 4, teil 7.

Dierickx, K., Goosens, N., Vandenberghe, M.P., 1973. Identification of adenohypophysiotropic neurohormone producing neurosecretory cells in Rana temporaria. III. The tubero-hypophysial monoaminergic fibres and the role of the tubero-hypophysial neurosecretory system. Z. Zellforsch. 143: 93.

Donoso, A.A., Stefano, F.J.E., 1967. Concentration of norepinehrine and dopamine in the anterior hypothalamus of castrated rats. Experentia 23: 665.

Eyeson, K.N. 1971. Pituitary control of ovarian activity in the lizard, Agama agama. J. Zool. Lond. 165: 367.

Falck, B., Hillarp, N.-A., Thieme, G., Torp, A., 1962. Fluorescence of catecholamines and related compounds condensed with formaldehyde. J.Histochem.Cytochem. 10: 348.

_____,Qwman, C. 1965. A detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic amines. Acta Univ. Lund. Sect. II. No. 7.

Farner, D.S., Lewis, R.A., 1972. Photoperiodism and reproductive cycles in birds. Photophysiology 6: 325.

Feldberg, W., Myers, R.D. 1965. Changes in temperature produced by micro-injections of amines into the anterior hypothalamus of cats. J. Physiol. 177: 239.

Fischer, K., 1967. Untersuchungen zur Physiologie der Jahresperiodik des Sexualverhaltens bei männlichen Ruineneidechsen (Lacerta sicula campestris Betta): Refraktärperiode und endogener Jahresrhythmus. Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen II. Math.-Phys. Klasse, Nr.10:119.

_____, 1968a. Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen (Lacerta sicula campestris Betta). Zool. Anz. 31 (Suppl.): 325.

_____,1968b. Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen (Lacerta sicula campestris Betta). II. Einflüsse verschiedener Photoperioden und Temperaturen auf die Progressions- und die Regressionsphase. Z. verg. Physiol. 61: 394.

_____, 1969. Einflüsse von Licht und Temperatur auf die Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruieneeidechsen. Zool. Anz. 32: Suppl.-Bd.: 278.

_____, 1971. Exogene und endogene Steuerung der Fortpflanzungsaktivität bei männlichen Ruineneidechsen (Lacerta sicula campestris Betta). J. Neuro-Visc.Rel. Suppl.X :233.

_____,1974. Die Steuerung der Fortpflanzungszyklen bei männlichen Reptilien. Fortschritte der Zoologie 22: 362.

Fitch, H.S., 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52: 1.

Follett, B.K., Farner, D.S., Mattock, Jr., P.W. 1975. Luteinizing hormone in the plasma of White-crowned Sparrows (Zonotrichia leucophrys gambelii) during artificial photostimulation. Gen. Comp. Endocrinol. 26: 126.

Fox, W., Dessauer, H.C., 1958. Response of the male reproductive system of lizards (Anolis carolinensis) to unnatural daylengths in different seasons. Biol. Bull. 115: 421.

Fuxe, K., 1964. Cellular localization of monoamines in the median eminence and the infundibular stem of some mammals. Z. Zellforsch. 61: 710.

_____,1965. Evidence for the existence of monoamine-neurons in the central nervous system. III. The monoamine· nerve terminals. Z.Zellforsch. 65: 573.

_____, Hökfelt, T. 1967. The influence of central catecholamine neurons on the hormone secretion from the anterior and poserior pituitary. In: Neurosecretion (Stutinsky, F., ed) Springer, Berlin.

_____. 1970. Participation of central monoamine neurons in the regulation of anterior pituitary function with special regard to the neuroendocrine role of tubero-infundibular dopamine neurons. In: Aspects of Neuroendocrinology (Bargmann, W, Scharrer, B., eds.) Springer Verlag, Berlin.

_____, Ljunggren, L. 1965. Cellular localization of monoamines in the upper brain stem of the pigeon. J. Comp. Neurol. 125: 355.

_____, Hökfelt, T., Jonsson, G., Ungerstedt, U. 1970. Fluorescence microscopy in neuroanatomy. In: Contempory Research Methods in Neuroanatomy. (Nauta, W., Ebesson, ed.). Springer Verlag, New York.

Gerstle, J.F., Callard, I.P., 1972. Reproduction and estrogen-induced vitellogenesis in Dipsosaurus dorsalis. Comp. Biochem. Physiol. 42A: 791.

Graber, J.W., Nalbandov, A.V. 1972. Relationship of hypothalamic catecholamines and gonadotrophin levels in the chicken. Neuroendocrinol. 10: 325.

Hamberger, B. 1967. Reserpine-resistant uptake of catecholamines in isolated tissues of the rat. Acta Physiol. Scand. Suppl. 295: 4.

Harri, M.N.E., 1972a. Effect of season and temperature acclimation on the tissue catecholamine level and utilization in the frog, Rana temporaria. Comp. and Gen. Pharm. 3: 101.

_____, 1972b. Effect of season and temperature acclimation on the 5-HT level and utilization in the brain and intestine of the frog, Rana temporaria. Comp. and Gen. Pharm .3: 11.

Hyyppä,M., Valavaara, M. 1970. The effect of castration and hypophysectomy on the content of noradrenalin and serotonin in the hypothalamus of the rat. Experentia 26: 193.

_____,Rinne, U.K., 1971. Hypothalamic monoamines after the neonatal androgenization, castration or reserpine treatment of the rat. Acta Endoc. (Kbh) 66: 317.

Jones, R.E., Roth, J.J., Gerrard, A.M., Kiely, R.G., 1973. Endocrine control of clutch size in reptiles. I. Effects of FSH on ovarian follicular size-gradation in Leiolopisma Laterale and Anolis carolinensis. Gen. Comp. Endocrinol. 20:190.

Jonsson, G., 1967. Fluorescence methods for the histochemical demonstration of monoamines. VII. Fluorescence studies on biogenic amines and related compounds condensed with formaldehyde. Hisotchemie 8: 288.

Kasinathan, S., Basu, S.L., 1973. The effect of exogenous steroids on spermatogenesis and accessory ducts of Calotes versicolor (Daudin). Acta morph. Acad. Sci. hung. 21: 261.

Koella, W.P., 1969. The central nervous control of sleep. In: The Hypothalamus. (Haymaker, W., Anderson, E., Nauta, W.,ed.) Thomas, Springfield, Illinois.

Kopin, I.J. , Palkovits, M., Kobayashi, R.M., Jacobowitz, D., 1974. Quantitative relationships of catecholamine content and histofluorescence in brain of rats. Brain Res. 80: 229.

Kordon, C.,1971. Involvement of catecholamines and indoleamines in the control of pituitary gonadotropin release. J. Neuro- Visc. Rel. Suppl. X: 41.

Licht, P., 1976a. Environmental control of annual testicular cycles in the lizard Anolis carolinensis. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. J. Exp. Zool. 165:505.

_____, 1967b. Environmental control of annual testicular cycles in the lizard Anolis carolinensis.II. Seasonal variations in the effect of photoperiod and temperature in testicular recrudescence. J. Exp. Zool. 166: 243.

_____, 1970. Effects of mammalian gonadotropins (ovine FSH and LH) in female lizards. Gen. and Comp. Endocrinol. 14: 98.

_____, 1971. Regulation of the annual testis cycle by photoperiod and temperature in the lizard Anolis carolinensis. Ecology 52: 240.

_____, 1972. Environmental physiology of reptilian breeding cycles.: Role of temperature. Gen and Comp. Endocrinol. Suppl. 3: 477.

_____, Hoyer, H.E., van Oordt, P.G.W.J., 1967. Influence of photoperiod and temperature on testicular recrudescence and body growth in the lizards Lacerta sicula and Lacerta muralis. J. Zool. 157: 469.

_____, Pearson, A. 1969. Effects of mammalian gonadotropins (FSH and LH) on the testes of the lizard Anolis carolinensis. Gen. and Comp. Endocrinol. 13: 367.

_____, Stockell- Hartree, A., 1971. Action of mammalian, avian and piscine gonadotropins in the lizard. J. Endocrinol. 49: 113.

Lichtensteiger, W. 1969. Cyclic variations of catecholamine content in hypothalamic nerve cells during the estrous cycle of the rat, with a concomitant study of the substantia nigra. J. Pharmacol. Exp. Ther. 165: 204.

_____, 1973. Changes in hypothalamic monoamines in relation to endocrine states: Functional characteristics of tuberoinfundibular dopamine neurons. In: Endocrinology, Proc. of the 4th Intern. Congress; Int. Congress Ser. No. 273. Excerpta Medica, Amsterdam.

Lisk, R.D., 1967. Neural control of gonad size by Hormone feedback on the desert Iguana Dipsosaurus dorsalis dorsalis. Gen. and Comp. Endocrinol. 8: 258.

Lofts, B., 1974. Physiology of the Amphibia. Vol.2. Academic Press New York.

McCann, S.M., Kalra, P.S., Donoso, A.O., Bishop, W., Schneider, H.P.G., Fawcett, P.S., Krulich,L., 1972. The role of monoamines in the control of gonadotropin and prolactin secretion. In: Brain-Endocrine interactions. Median Eminence: Structure and Function. (Knigge, K.M., Scott, D.E., Weindl, A., eds) Karger, Basel.

McKenna, O.C., Rosenbluth, J., 1974. Cytological evidence for catecholamine-containing sensory cells bordering the ventricle of the toad hypothalamus. J. Comp. Neurol. 154: 133.

Naik, D.V., 1975. Immunoreactive LH-RH neurons in the hypothalamus identified by light and fluorescent microscopy. Cell Tissue Res. 157: 423.

Odake, G., 1967. Fluorescence microscopy of the catecholamine-containing neurons of the hypothalamohypophyseal system. Z.Zellforsch. 82:46.

Oehmke, H.-J., 1969. Topographische Verteilung der Monoaminfluoreszenz im Zwischenhirn-Hypophysensystem von Carduelis chloris und Anas platyrhynchos. Z.Zellforsch. 101: 266.

_____,Priedkalns, J., Vaupel, von Harnack, M., Oksche, A., 1969. Fluoreszenz-und elektronmikroskopische Untersuchungen am Zwischenhirn-Hypophysensystem von Passer domesticus. Z.Zellforsch. 95: 109.

Papkoff, H., Licht, P., 1972. On the purification of reptilian (Turtle) pituitary gonadotropin. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 139: 372.

Parent, A. 1973. Distribution of monoamine- containing nerve terminals in the brain of the painted turtle, Chrysemys pict. J. Comp. Neurol. 148: 153.

_____., Poirier, L.J., 1971. Occurrence and distribution of of monoamine-containing neurons in the brain of the painted turtle, Chrysemys picta. J. Anat. 110: 81.

_____, Poitras, D., 1974. Morphological organisation of monoamine-containing neurons in the hypothalamus of the painted turtle (Chrysemys picta). J. Comp. Neurol. 154: 379.

Pletscher, A., 1972. Regulation of catecholamine turnover by variations of enzyme levels. Pharm. Rev. 24: 225.

Quay, W.B., Wilhoft, D.C., 1964. Comparative and regional differences in serotonin content of reptilian brains. J. Neurochem. 11: 805.

_____, Kelley, T.D., Stebbins, R.C., Cohen, N.W., 1970 Experimental studies on brain 5-HT and monoamine oxidase in a field population of the lizard Sceloporus occidentalis. Physiol. Zool. 43: 90.

Reddy, P.R.K., Prasad, M.R.N., 1970a.Hormonal control of the maintenance of spermatogenesis and the sexual segment in the Indian house lizard, Hemidactylus flaviridis Ruppell. Gen. and Comp. Endocrinol. 14: 15.

_____, 1970b. Effect of gonadotropins and testosterone on the initiation of spermatogenesis in hypophysectomized Indian house lizard, Hemidactylus flaviridis Ruppell. J. Exp. Zool. 174: 205.

Romeis,B., 1948. Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München.

Saavedra, J.M., Palkovits, M., Brownstein, M.J., Axelrod, J. 1974. Serotonin distribution in the nuclei of the rat hypothalamus and preoptic region. Brain Res. 77: 157.

Sachs, L., 1969. Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin.

Scheving, L.E., Harrison, W.H. , Gordon, N.P., Pauly, J.E., 1968. Daily fluctuations (circadian and ultradian) in biogenic amines of the rat brain. Am. J. Physiol. 214: 166.

Sharp, P.J., Follett, B.K., 1968. The distribution of monoamines in the hypothalamus of the Japanese Quail, Coturnix coturnix japonica. Z. Zellforsch. 90: 245.

Senn, D.G., 1968. Bau und Ontogenese von Zwischen-und Mittelhirn bei Lacerta sicula (Rafinesque). Acta Anat. Suppl. 55:1.

Soest, S.W., Farner, D.S., Oksche, A., 1973. Fluorescence microscopy of neurons containing primary catecholamines in the ventral hypothalamus of the White-crowned Sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. Z. Zellforsch. 141: 1.

Stefano, F.J.E., Donoso, A. O., 1967. Norepinephrine levels in the rat hypothalamus during the estrus cycle. Endocrinol. 81: 1405.

Stetson, M.H., 1969. The role of the median eminence in control of photoperiodically induced testicular growth in the White-crowned Sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. Z. Zellforsch. 93: 369.

_____, 1971. Neuroendocrine control of photoperiodically induced fat deposition in White-crowned sparrows. J. Exp. Zool. 176 :409.

Swaab, D.F., 1972. The hypothalamo-neurohypophysial system and reproduction. In: Prog. Brain Res. 38. Topics in Neuro-endocrinology. (Ariens Kappers, J., Schadé, J.P., eds.). Elsevier, Amsterdam.

Terlou, M., Ploemacher, R.E., 1973. The distribution of monoamines in the tel,-di-and mesencephalon of Xenopus laevis tadpoles with special reference to the hypothalamo-hypophysial system. Z. Zellforsch. 137: 521.

Tinkle, D.W., Irvin, L.N., 1965. Lizard reproduction; refractory period and response to warmth in Uta stansburiana females. Science 148: 1613.

Vigh-Teichmann, I., 1968. Hydrencephalocriny of neurosecretory material in amphibia. In: Zirkumventrikuläre Organe und Liquor. (Sterba, G., ed.). Fischer, Jena.

Vigh-Teichmann, I., Vigh, B., 1974. The infundibular cerebrospinal-fluid contacting neurons. Adv. Anat. Embry. Cell Biol. 50. Springer, Berlin.

Wada, M., 1974a. Effect of hypothalamic implantation of puromycin on photostimulated testicular growth in Japanese Quail, Coturnix coturnix japonic. Gen. and Comp. Endocrinol. 22: 54.

_____, 1974b. Blockade of photoperiodically induced testicular growth by hypothalamic deafferentation in Japanese Quail, (Coturnix coturnix japonica). Gen. and Comp. Endocrinol. 24: 113.

Weiss, J., Kabisch, K. 1973. Jahreszyklische Untersuchungen der Catecholamine im Hypothalamus von Triturus vulgaris (L). Acta histochem. 46: 319.

Welsh, J.H., 1964. The quantitative distribution of 5-hydroxytryptamine in the nervous system, eyes and other organs of some vertebrates. In: Comparative Neurochem. (Richter, D., ed.) Pergamon Press, Oxford.

Wilhoft, D.C., Quay, W.B. 1965. Effects of temperature on brain content of 5-hydroxytryptamine and related indoles in a lizard, Sceloporus Occidentalis. Comp. Biochem. Physiol. 15: 325.

Wilson, C.A., 1974. Hypothalamic amines and the release of gonadotrophins and other pituitary hormones. Adv. Drug Res. 8: 119.

Wilson, F., 1967. The tubero-infundibular neuron system: A component of the photoperiodic control mechanism of the White-crowned Sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. Z. Zellforsch. 82: 1.

Wurtman, R.J., 1973. Biogenic amines and endocrine function. Introduction: neuroendocrine transducers and monoamines. Fed. Proc. 32: 1769.

Zschaeck, L.L., Wurtman, R.J., 1973. Brain H^3-catechol synthesis and the vaginal estrous cycle. Neuroendocrinol. 11: 144.

8. Anhang

8.1. Tabelle I.

8.2. Abbildungen 1 bis 37.

Tabelle I. Übersicht der Versuchstiere.

Gruppe	Körpergewicht (g)	Hodengewicht (mg)	Haltungsbedingungen	Ankunft	Zeitpunkt des Tötens	Art
BE 1	8.9	11.3	30°C; 16:8	31.5.72	31.7.72; 08:00	L.sicula
2	8.8	12.3				
3	9.7	10.3				
4	8.4	13.2				
5	6.7	6.9				
6	7.7	13.0				
7	8.5	12.7				
BJK 1	7.3	95.5	20-24°C; Normal	Sommer	17.4.73; 08:00-	L.sicula
2	8.2	111.7	Tag	72	10:00	
3	4.7	57.9				
4	6.3	92.6				
5	8.7	115.9				
6	7.7	87.3				
7	5.0	63.3				

BJR 1	7.7	111.6	20-24°C; Normal	Sommer	17.4.73; 08:00-	L.sicula
2	3.7	38.3	Tag	.72	10:00	
3	4.3	51.9	Reserpin: 15 ug/g			
4	7.2	81.3	(1ug/g jeden			
5	8.4	93.3	dritten Tag)			
6	4.6	69.9				
7	7.7	88.5				
IA 1	10.3	23.4	30-32°C; 16:8	1.8.72	1.8.73; 09:00-	L.sicula
2	6.9	26.6			11:00	
3	6.1	12.4				
4	5.6	15.5				
5	6.1	22.0				
VA 1	5.4	30.5	30-32°C;16:8	Sommer	24.4.74;09:45-	L.sicula
2	5.9	38.6		.73	10:15	
3	5.2	26.6				
4	4.9	17.3				
5	5.3	18.6				
Tek 1	4.75	Kastriert	30-32°C; 12:12	5.12.73 (Kast.)	10.5.74; 10:00-	L.sicula
2	6.9				11:00	
3	7.8					
4	7.0					
5	6.1					
6	4.6					
7	5.4					

KA	1	6.0	Kastriert	28-30°C;10:14	29.7.74	4.4.75; 09:30	L.sicula
	2	10.4			(Kast)	11:00	L.sicula
	3	9.2					L.sicula
	4	4.6					L.muralis
	5	7.2					L.muralis
KM	1	4.7	Kastriert	28-30°C;10:14	29.7.74	24.4.75;09:00-	L.sicula
	2	5.7			(Kast)	11:00	
	3	4.9					
	4	4.8					
	5	5.9					
KAS	1	5.8	Kastriert	20-24°C; Normal	7-	22.5.75;15:00-	L.muralis
	2	5.8		Tag	9. 4.75	17:00	
	3	4.6			(Kast)		
	4	6.3					
	5	4.6					
	6	6.3					
NTV	1	4.1	43.1	20-24°C; Normal	6.4.75	22.5.75;15:00-	L.muralis
	2	5.3	44.7	Tag		16:00	
	3	3.5	35.9				
	4	5.1	33.9				
	5	4.9	68.8				

NT	1	6.0	115.4	20-24°C; Normal	2.4.75	4.4.75;09:30-	L.muralis
	2	6.8	133.6	Tag		11:00	
	3	7.0	159.7				
	4	5.4	125.0				
	5	6.7	128.9				
	6	6.2	114.9				
	7	6.1	125.0				
NM	1	5.5	114.4	20-22°C; Normal	6.4.74	18.4.75;15:00-	L.muralis
	2	5.9	117.7	Tag		17:00	
	3	7.6	151.4	Nialamid (500 mg/kg)		(5 St. nach inj.)	
C	1	5.6	103.1	5-7 ℃; DD	24.10.74	12.4.75;10:00	L.muralis
	2	6.7	122.6		(Winter-	12:00	
	3	6.0	84.5		ruhe)		

Abb. 1. L. sicula. Area praeoptica. Frontalschnitt durch den N. periventricularis praeopticus. Beginn des Recessus praeopticus. (⟶) Paraldehydfuchsin - positive Zellen des N. supraopticus.

Abb. 2. L. sicula. Recessus praeopticus. Teilweise verliert die Ependymschicht die strukturierte Anordnung. (⟶) Grosse, vereinzelte, neurosekretorische Zellen.

Abb. 3. L. sicula. Vorderer Hypothalamus. Frontalschnitt durch den kaudalen Recessus postopticus kurz vor Schließung. N.paraventricularis mit grossen, paraldehyd fuchsin-positive Zellen (⟶), und kleineren, nicht neurosekretorischen (p-f-negativen) Zellen (⟶).

Abb. 4a. L. sicula. Frontalschnitt durch den mittleren Bereich des N. organi paraventricularis. Monoaminerge, bipolare Zellen bestehen aus dunkleren Kernen (⟶), umgeben von hellem, fluoreszierenden Zytoplasma (➡). Intraventrikuläre Fortsätze (→). Etwa lateral liegen die parallel angeordneten dunkleren Zellen des N. ventromedialis hypothalami, umgeben von monoaminergen Fasern aus dem N. organi paraventricularis. (KM 4).

Abb. 4b. L. sicula. Ähnlich wie 4a; N. organi paraventricularis. (➡) Intraventrikuläre Endausbreitungen der Fortsätze. (Tier stammt aus der späten Regression, 21.9.73; 20°C; Hodengewicht, 52 mg). Vergleiche 4c und 4d - Gegenfärbung, derselbe Schnitt.

Abb. 4c. Schräg getroffener Frontalschnitt. Risse sind durch Gefriertrocknung entstanden.

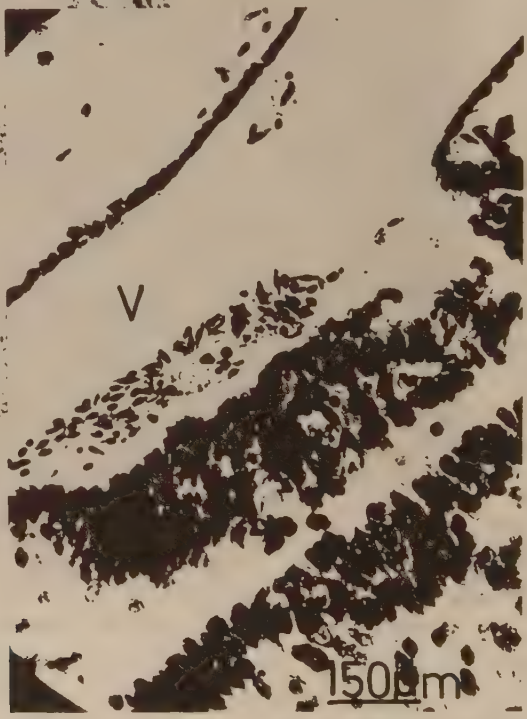


Abb. 4d. Zahlreiche Blutzellen in mitten dem N. organi paraventricularis und zwischen Ependymzellen.

Abb. 5. L. sicula. Frontalschnitt durch den mittleren N. organi paraventricularis. (⟶) Faserzüge zum N. ventromedialis hypothalami, kaudaler Pol. Starke Fluoreszenz, intraventrikulär. (KA 2).

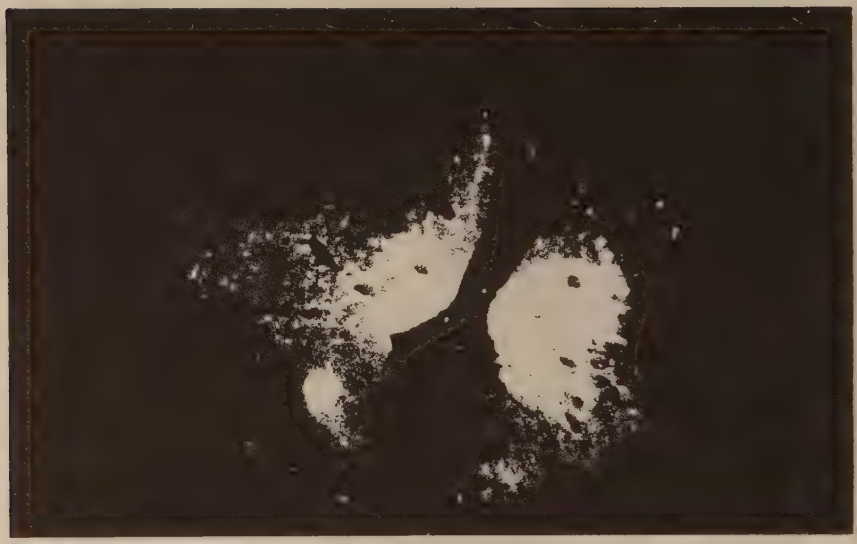


Abb. 6. L. sicula. 300 µm kaudal zu Abb. 5. Der N. organi paraventricularis zieht nach ventral. (⟶) Artefakt.

Abb. 7. L. sicula. 100 µm kaudal zu Abb. 6. Verminderung der Faserzüge nach lateral. Die starke intraventrikuläre Fluoreszenz bleibt erhalten.

Abb. 8. L. sicula. 10 µm kaudal zu Abb. 7. Vertikaler Spalt durch Gefriertrocknung entstanden.

Abb. 9. L. sicula. 100 µm kaudal zu Abb. 8. Verschmelzung des N. organi paraventricularis zum Dach des Recessus infundibularis, kaudaler Pol. Autofluoreszenz der Blutzellen (——). Vergleiche Abb. 9a.

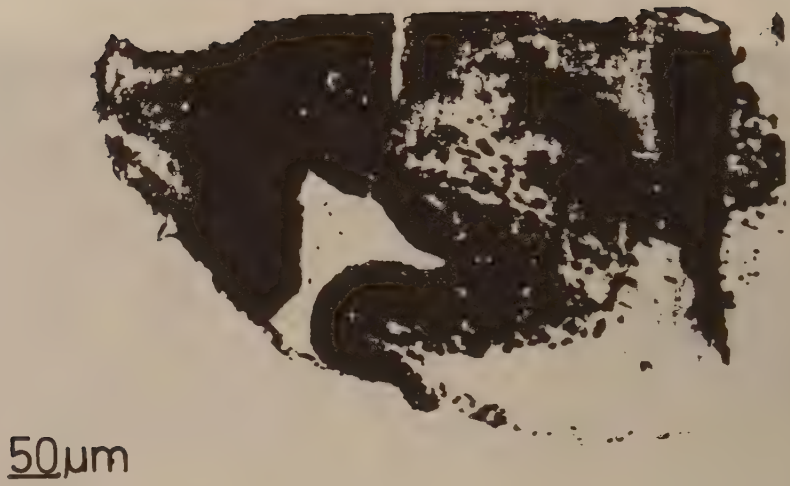


Abb. 9a. L. muralis. Frontalschnitt ähnlich Abb. 9. Verschmelzung des N. organi paraventricularis zum Dach des Recessus infundibularis. Nach Gegenfärbung mit Klüver-Barrera. (NT 4).

Abb. 10. L. sicula. 20 µm kaudal zu Abb. 9. Kurz vor dem Ende des N. organi paraventricularis. Der Recessus infundibularis ist geschlossen.

Abb. 11. L. muralis. Paramedianer Sagittalschnittt im mittleren Bereich des N. organi paraventricularis. Monoaminerge Fasern ziehen von beiden Seiten nach lateral zum N. ventromedialis hypothalami. Andere monoaminerge Fasern ziehen den Ventrikel entlang (⟶) zum N. paraventricularis hypothalami. (Fujichrome; NM 3).

Abb. 12. L. muralis. Paramedianer Sagittalschnitt im Bereich des Infundibulums. Linker N. organi paraventricularis etwas mehr kaudal getroffen als der rechte. Ependymschicht bleibt frei von Fluoreszenz (→). (Fujichrome; NM 3).

Abb. 13. L. muralis. Verschmelzung beider N. organi paraventricularis zum Dach des Recessus infundibularis. (⇄) Zahlreiche monoaminerge Fasern ziehen zum N. periventricularis hypothalami. (Fujichrome, NM 3).

Abb. 14a. L. muralis. (medial zu Abb. 13). Ausgedehnte Faserzüge entstammen dem fast verschwundenen N. organi paraventricularis (⟶).

Abb. 14b. Einzelne Zellen, vermutlich noch aus dem N. organi paraventricularis, siehe Abb. 14a. (►) charakteristische autofluoreszierende Substanzen (Lipide, Pigmente) im Bindegewebe (orange). (Fujichrome, NM3).

Abb. 15. L. muralis. 40 µm medial zu Abb. 14. Kaudal dem N. organi paraventricularis. Der Recessus infundibularis schließt sich; die Zahl der Fasern (≠) in Richtung Infundibulum nimmt ab. (Fujichrome, NM 3).

Abb. 16. L. muralis. Paramedianer Sagittalschnitt durch die Area praeoptica. Links: Chiasma optici. Dichte Faserzüge umgeben den N. periventricularis praeoptica: (⟶) dunkle Zellen. Fluoreszierende Fasern treten bis an den Ventrikel, im Gegensatz zu Abb. 15., wo die Ependymschicht des Infundibulum fluoreszenz-frei bleibt. (Fujichrome, NM 3).

Abb. 17. L. sicula. Frontalschnitt durch den Boden des dritten Ventrikels im Bereich des Infundibulums. Diffuse helle Fluoreszenz in der äusseren Schicht der Eminentia mediana. Risse sind durch Gefriertrocknung entstanden. (KM 2).

Abb. 18a. L. muralis. Kräftig fluoreszierende Fasern umgeben den N. paraventricularis. Frontalschnitt, etwas schräg getroffen. (⟶) Zellen ohne fluoreszierende Substanz. Vergleiche Abb. 18b, c, d. (NT 4).

Abb. 18b. L. muralis. Frontalschnitt durch den vorderen Hypothalamus. N. paraventricularis. (⟶) Neurosekretorische Zellen (vergleiche Abb. 3), umgeben von kräftig fluoreszierenden Fasern. (NT 4).

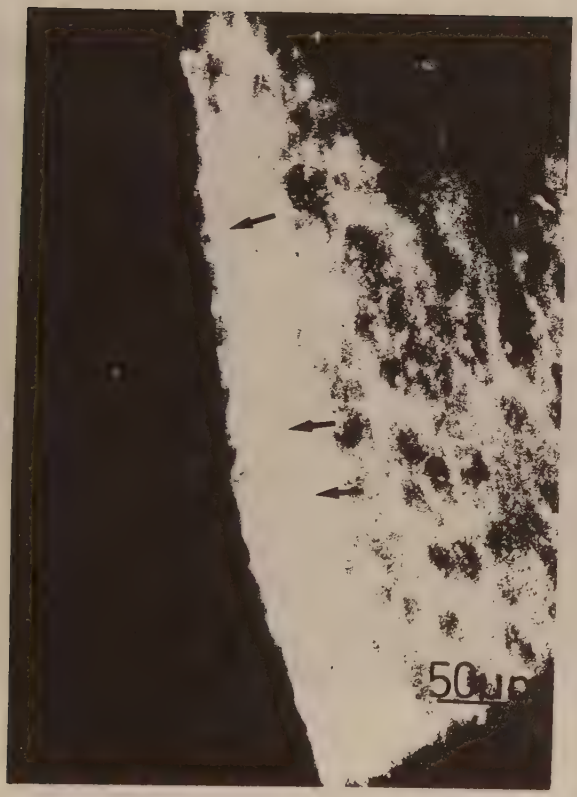


Abb. 18c. L. muralis. Frontalschnitt, N. paraventricularis.
(⟶) Fluoreszenz bis an den Ventrikel; eine fluoreszenzfreie Ependymschicht fehlt. Die Fluoreszenz findet sich hauptsächlich dicht am Ventrikel.
Der Hypothalamus nach lateral enthält wenig Fluoreszenz.
(NT 4). Vergleiche Abb. 18d.

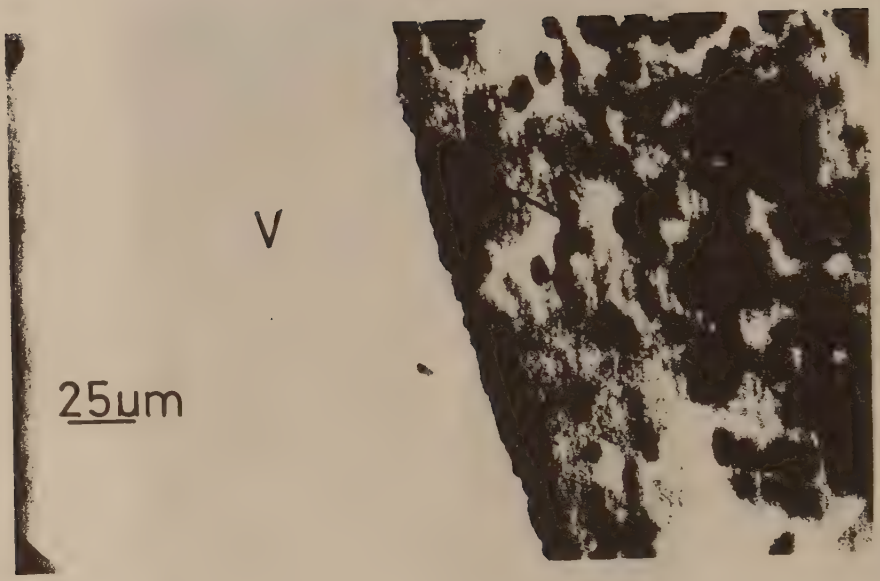


Abb. 18d. L. muralis. Der gleiche Schnitt nach Gegenfärbung mit Klüver-Barrera. (⟶) Neurosekretorische Zelle im N. paraventricularis.

Abb. 19. Frontalschnitt durch den ventromedialen Hypothalamus.
(⟶) Ventrale Begrenzung des Tractus opticus.
(→) Monoaminerge Fasern grenzen an den ventralen Rand des Hypothalamus. Etwa 20 µm kaudal sind die monoaminergen Fasern nicht mehr sichtbar.
(➤) Fluoreszenz in der Wand eines Blutgefäßes.
(Bild entstammmt Feb. 1974; 30 - 32 °C; 16:8).

Abb. 20. L. sicula. Frontalschnitt durch den vorderen Hypothalamus. N. paraventricularis. (⟶) Neurosekretorische Zellen. Deutlich verminderte Fluoreszenz (Regression); vergleiche Abb. 18b. (►) Fluoreszenz im Ependym, ohne Faserzufuhr. (vermutlich Autofluoreszenz). (IA 4).

Abb. 21. L. sicula. Frontalschnitt. N. organi paraventricularis. (——) Fluoreszenz, intraventrikulär. (⟶) Monoaminhaltige Zellen. Vergleiche Abb. 22. (KM 1).

Abb. 22. L. sicula. Frontalschnitt, etwas schräg getroffen. N. organi paraventricularis, deutlich verminderte Fluoreszenz (Regression); vergleiche Abb. 21. (26.9.73; 32 °C; 18:6, Hodengewicht 21 mg).

Abb. 23. L. muralis. Frontalschnitt; Recessus infundibularis, rostraler Pol. (⟶) subependymale Fasern, (⟶) Eminentia mediana. (C 1).

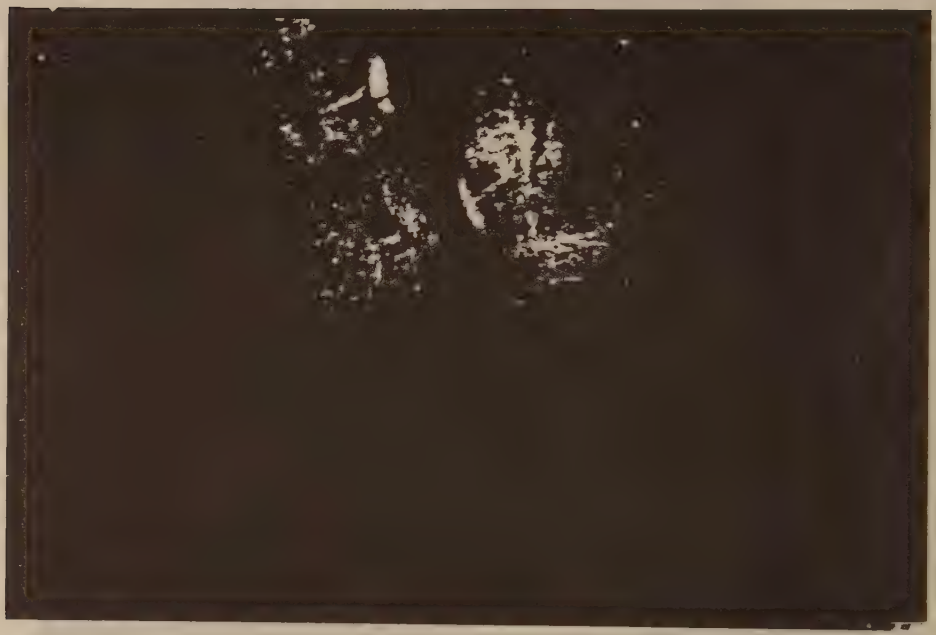


Abb. 24. L. muralis. Kaudal zu Abb. 23. (►) Varikositäten im Bereich des N. ventromedialis hypothalami. (⟶) subependymale fluoreszierende Fasern. (C 1).

Abb. 25. L. muralis. Kaudal zu Abb. 24. (⟷) Varikositäten und stark fluoreszierende Fasern umgeben die dunklen Zellen des N. ventromedialis hypothalami. (e) Ependymschicht, frei von Fluoreszenz. (►) Auftreten der diffusen Fluoreszenz in der äusseren Schicht der Eminentia mediana. (C 1).

Abb. 26. L. muralis. Frontalschnitt, schräg getroffen. N. organi paraventricularis. Gleicher Schnitt wie Abb. 27 (± 10 µm). (→) Zum Teil erneut auftretende Fluoreszenz. (C 3).

Abb. 27. L. muralis. Frontalschnitt, N. organi paraventricularis. Nach Natriumborhydrid-Behandlung verschwindet die Fluoreszenz, die Autofluoreszenz (→) bleibt erhalten. (C 3). Vergleiche Abb. 26, gleicher Schnitt (± 10 µm).

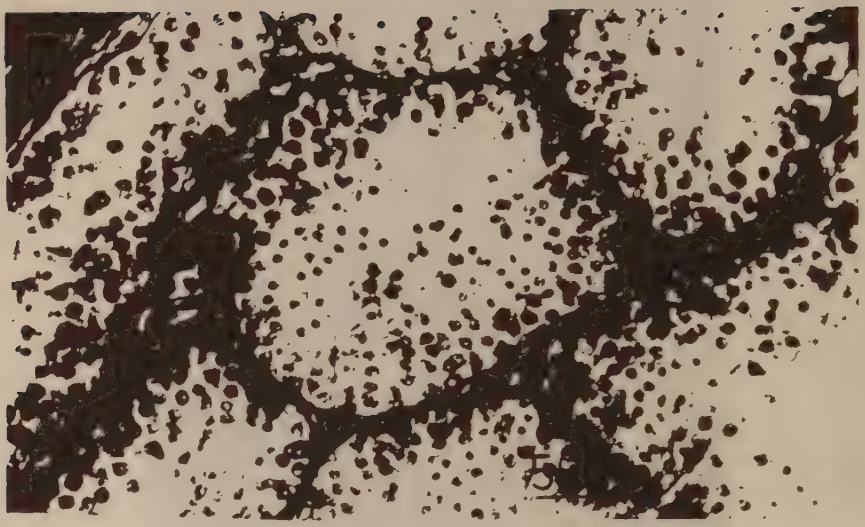


Abb. 28. L. sicula. Hoden aus der Regression. Kleine Tubuli seminales, Spermatogonien. (BE 1).

Abb. 29. L. muralis. Hoden aus der Kulminationsphase
Grosse Tubuli seminales, Spermien. (NT 2).

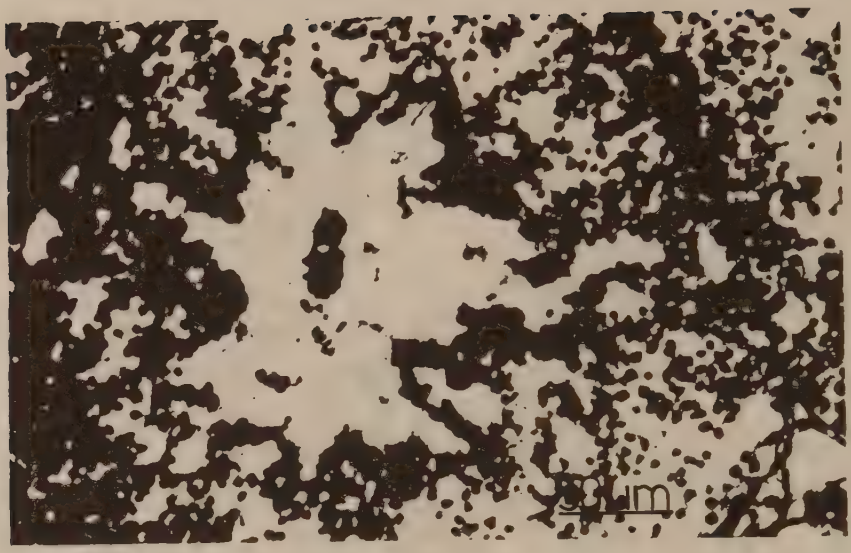


Abb. 30. L. muralis. Hoden aus verlängerter Winterruhe.
Spermien vorhanden, aber in verminderter Zahl. (C 2).

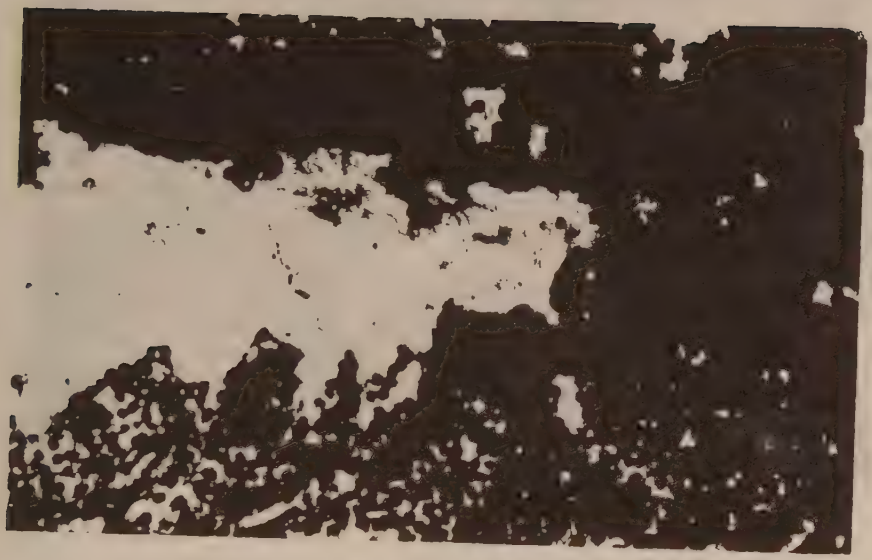


Abb. 31. L. muralis. Hoden aus verlängerter Winterruhe. Spermien vorhanden, vergleiche hierzu Abb. 29., Kulminationsphase. (C 1).

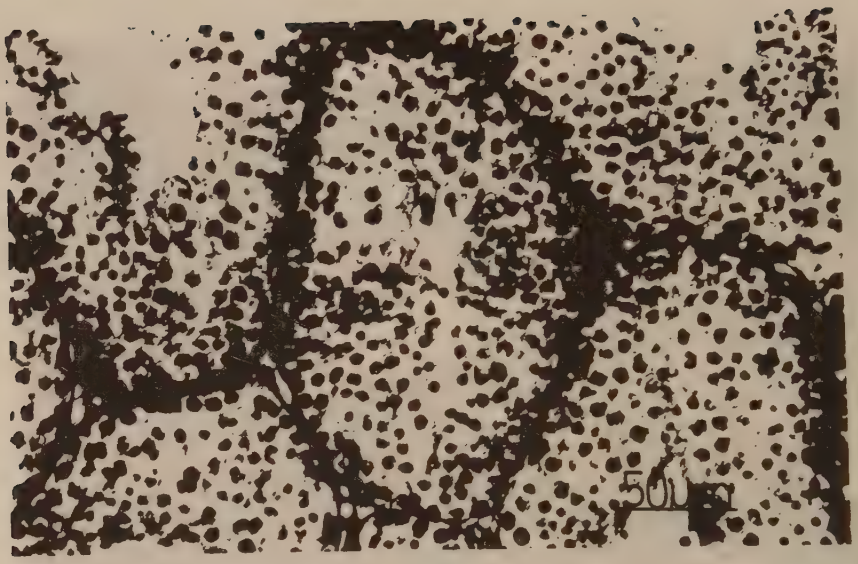


Abb. 32. L. sicula. Hoden; vorverlegte Regression. Kleine Tubuli seminales, vergleiche Abb. 28., Regression. (VA 2).

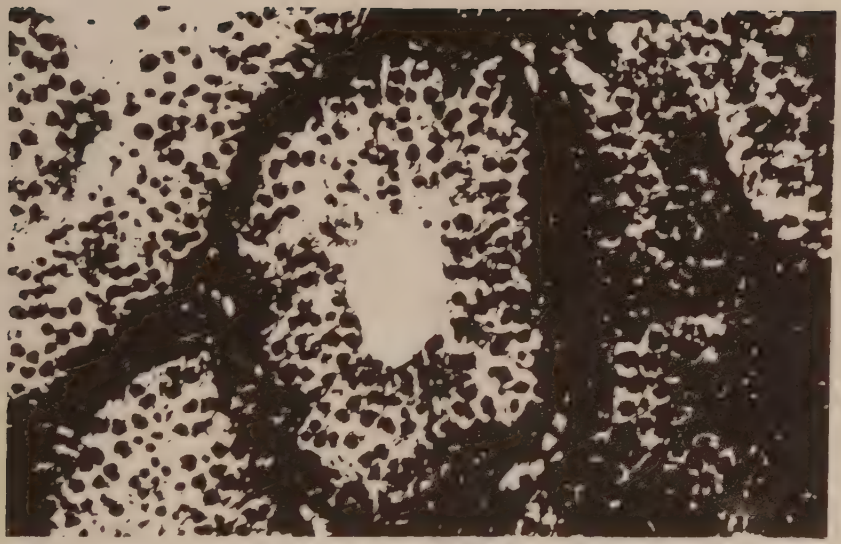


Abb. 33. L. muralis. Hoden; Einsetzen der Regression. Tubuli seminales mit kleinen Durchmessern, Lumen vorhanden. (NTV 4).

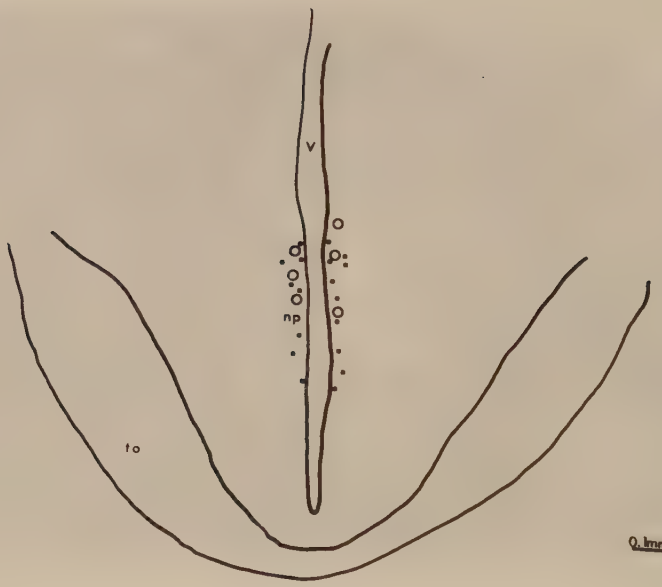


Abb. 34. Semi-schematisch; vorderer Hypothalamus. (O) Neurosekretorische Zellen des N. paraventricularis. (▪▪) Monoaminerge Fasern. Frontalschnitt.

Abb. 35. Semi-schematisch; mittlerer Hypothalamus.
(••) Monoaminerge Fasern. (✱) 5-HT-Fasern.
Frontalschnitt.

Abb. 36. Semi-schematisch. N. organi paraventricularis. (o—) Monoaminerge Zellen. (▪ ▪) Monoaminerge Fasern. Fasern zum N. ventromedialis hypothalami sind nicht eingezeichnet. Frontalschnitt.

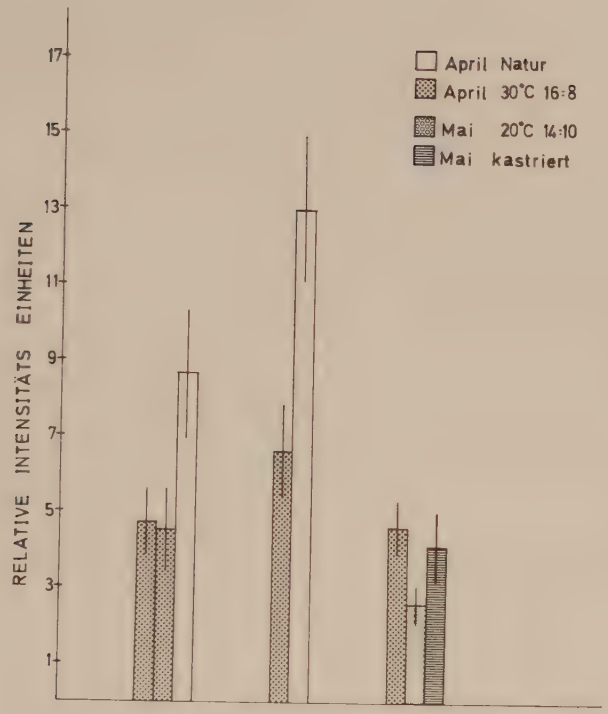


Abb. 37. Fluoreszenzintensität-Photometrie.

Erste Säulengruppe- VA 3
VA 2
NT 7 ——— p<0.001

Zweite Säulengruppe-VA 5
NT 3 ——— p<0.001

Dritte Säulengruppe-VA 1
NTV 1 ——— p<0.001
KAS 3

Mittelwert und Standardabweichung, jeweils 10 Messungen, ein Gehirn. p-Wert nach einseitiger Fragestellung. Wilcoxon, Mann, Whitney U-Test.

Herrn Prof. Dr. Klaus Fischer danke ich für die Vergabe des Themas, Arbeitsmöglichkeiten und Einführung in die Biorhythmik. Außerdem danke ich den Mitarbeitern der Arbeitsgruppe für ihre Hilfsbereitschaft. Pfizer (Basel) danke ich für die Überlassung des Nialamid. Ferner möchte ich Herrn Klaus Schnierl, Frau Sabine Schnierl und Herrn Ingo Rössler meinen herzlichsten Dank sagen, da sie mir während meiner Promotion in jeder Weise zur Seite gestanden haben.

LEBENSLAUF

Zur Person:

Christel Marschall, geboren am 1. April, 1945 in Bad St. Leonhard (Kärnten) Österreich als Tochter des Dipl.-Chemikers Adalbert Marschall und seiner Ehefrau Anna (geb. Bandenburg). Staatszugehörigkeit: USA.

Grund- und Oberschulbildung:

Sept. 1952: Einschulung in die Grundschule von Bad St. Leonhard.
April, 1952: Holy Family School, Cincinnati, Ohio
Sept. 1954: St. Aloysius School, Cincinnati, Ohio
Sept. 1959: Academy of the Immaculate Conception,
bis Oldenburg, Indiana
Mai, 1963:

Hochschulbildung:

Sept. 1963: University of Cincinnati
bis
Mai, 1967: Bachelor of Arts; Chemie
Sept. 1968: University of Cincinnati (Grad. School)
bis
Juni, 1971: Master of Science; Biologie

Seit dem Wintersemester 1971-72 arbeite ich an meiner Dissertation im Fach Zoologie, Nebenfächer Humanphysiologie und Anthropologie. Die Finanzierung erfolgte durch ein Stipendium der Fulbright Kommission (Bonn - Bad Godesberg), bei der ich mich besonders bedanken möchte.Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei auch für apparative Unterstützung gedankt.

Veröffentlichung:

Marschall, C. and Gist, D.H., 1973. Glycolytic and lipolytic effects of ovine FSH and estradiol - 17β in the lizard Anolis carolinensis. Gen. and Comp. Endocrinol. 20: 407.